

CRUSTACEANA

CRUSTACEANA

INTERNATIONAL JOURNAL OF CRUSTACEAN RESEARCH

Editorial Board:

H. BOSCHMA, Leiden, Netherlands
J. FOREST, Paris, France
I. GORDON, London, Great Britain
L. B. HOLTHUIS, Leiden, Netherlands
A. G. HUMES, Boston, U.S.A.
O. KINNE, Toronto, Canada
J. H. STOCK, Amsterdam, Netherlands

Secretary of the editorial board:

J. H. STOCK, Zoological Museum, Plantage Middenlaan 53, Amsterdam, Netherlands

Advisory Editors:

J. A. BIRSTEIN (Moscow, U.S.S.R.); C. BOCQUET (Caen, France); F. A. CHACE, Jr. (Washington, U.S.A.); E. DAHL (Lund, Sweden); M. F. GLAESSNER (Adelaide, Australia); H.-E. GRUNER (Berlin, Germany); J. P. HARDING (London, Great Britain); D. E. HURLEY (Wellington, New Zealand); A. LEMOS DE CASTRO (Rio de Janeiro, Brazil); TH. MONOD (Dakar, Senegal); S. M. SHIINO (Tsu, Japan); R. ZARIQUIEY ALVAREZ (Barcelona, Spain).

CRUSTACEANA

*INTERNATIONAL JOURNAL OF
CRUSTACEAN RESEARCH*

VOLUME I



LEIDEN
E. J. BRILL
1960

Copyright 1960 by E. J. Brill, Leiden, Netherlands.

All rights reserved. No part of this book may be reproduced or translated in any form, by print, photoprint, microfilm or any other means without written permission from the publisher.

PRINTED IN THE NETHERLANDS

CONTENTS

ARMITAGE, KENNETH B. — Chromatophore behavior in the isopod <i>Ligia occidentalis</i> Dana, 1853	193
BOCQUET, CHARLES — Sur un phénotype nouveau, <i>marmoratum</i> , de l'espèce <i>Sphaeroma serratum</i> (Fabricius), des côtes occidentales d'Afrique	34
BOSCHMA, H. — A Rhizocephalan parasite of the crab <i>Charybdis hoplites</i> (Wood-Mason)	58
— — The generic name <i>Carcinocystus</i>	374
BOULIGAND, YVES — Notes sur la famille des Lamippidae	258
BOWMAN, THOMAS E. — Description and notes on the biology of <i>Lironeca pubi</i> , n. sp. (Isopoda: Cymothoidae), parasite of the Hawaiian Moray Eel, <i>Gymnothorax eurostus</i> (Abbott)	84
BROOKS, H. K., and ARNOLD ROSS — <i>Pyrgoma prefloridanum</i> , a new species of cirriped from the Caloosahatchee Marl (Pleistocene) of Florida	353
CRESSEY, ROGER F. — see: HUMES, A. G.	
DUMORTIER, B. — see: GUINOT-DUMORTIER, D.	
FOREST, J., and L. B. HOLTHUIS — The occurrence of <i>Scyllarus pygmaeus</i> (Bate) in the Mediterranean	156
FELTKAMP, CONSTANCE A. — Harpacticides trouvés sur des branchies de crabes	71
GORDON, ISABELLA — On <i>Problemacaris</i> Stebbing, a rare caridean larva of uncertain position (Crustacea, Decapoda)	39
— — Additional note on the porcellanid sea-anemone association	166
— — Note on the decapod crustacean from <i>Stygiomedusa fabulosa</i> Russell	169
— — On the genus <i>Justitia</i> Holthuis (Decapoda, Palinuridae), with a note on allometric growth in <i>Panulirus ornatus</i> (Fabricius)	295
GUINOT-DUMORTIER, DANIELE, et BERNARD DUMORTIER — La stridulation chez les crabes	117
HARTNOLL, R. G. — An hermaphrodite specimen of the spider crab <i>Hyas coarctatus</i> Leach	326
HOLTHUIS, L. B. — Two new species of atyid shrimps from subterranean waters of N.W. Australia (Decapoda Natantia)	47
— — The identity of <i>Parthenope humbertii</i> Cantr.	74
— — The status of the name <i>Cancer jumpibus</i> Swire, 1938	373
— — see: FOREST, J.	
HUMES, ARTHUR G. — The harpacticoid copepod <i>Sacodiscus</i> (= <i>Unicaltenthia</i>) <i>ovalis</i> (C. B. Wilson, 1944) and its copepodid stages	279
—, and ROGER F. CRESSEY — Seasonal population changes of <i>Myocheeres major</i> (Williams), a cyclopoid copepod from pelecypods	307
—, and DAVID C. ROSENFELD — <i>Anchistrotos occidentalis</i> C. B. Wilson, 1924 (Crustacea, Copepoda), a parasite of the Orange Filefish	179
JEPSEN, UWE — Auftreten von <i>Leptinogaster bistrio</i> (Pelseneer) (Copepoda Cyclopoidea, Clausidiidae) an der Elbemündung	168
JOHNSON, D. S. — On a porcelain crab, <i>Petrolisthes obshimai</i> (Miyake), from Christmas Island, Indian Ocean, with a note on the genus <i>Neopetrolisthes</i> Miyake	164
KABATA, Z. — Observations on <i>Clavella</i> (Copepoda) parasitic on some British gadoids	342

KARAMAN, ZORA — Dr. Stanko Karaman †	68
KINNE, OTTO — <i>Gammarus salinus</i> — einige Daten über den Umwelteinfluss auf Wachstum, Häutungsfolge, Herzfrequenz und Eientwicklungsdauer	208
LEMERCIER, ANNIE — La super-espèce <i>Jaera nordmanni</i> (Rathke) (Isopodes Aselotes, Janiridae)	9
MADSEN, NIELS — The brain of the amphipod <i>Orchestia platensis</i> Krøyer	173
MANNING, RAYMOND B. — A useful method for collecting Crustacea	372
NEWMAN, WILLIAM A. — Five pedunculate cirripeds from the western Pacific, including two new forms	100
RAJABAI, K. G. — Studies on the larval development of Brachyura II. Development of <i>Philyra scabriuscula</i> (Fabricius) and <i>Ixa cylindrus</i> (Fabricius) of the family Leucosiidae	1
ROSENFELD, DAVID C. — see: HUMES, A. G.	
ROSS, ARNOLD — see: BROOKS, H. K.	
ŞERBAN, MIHAI — La néotenie et le problème de la taille chez les Copépodes	77
SHIINO, SUEO M. — A new parasitic copepod of the family Chondracanthidae, <i>Parapharodes sadoensis</i> gen. nov. et sp. nov., from the Sea of Japan	92
STOCK, JAN H. — Notes on Epicaridea, 1, 2	28
—— — Présence de <i>Lichomolgus canui</i> Sars, Copépode Cyclopoïde confondu avec <i>L. albens</i> Thor. et <i>L. marginatus</i> Thor., sur les côtes néerlandaises	72
—— — <i>Corophium volutator</i> forma <i>orientalis</i> Schellenberg, 1928, raised to specific rank	188
—— — Sur quelques Copépodes associés aux Invertébrés des côtes du Roussillon	218
—— — A note on some of G. S. Brady's types of Antarctic Copepoda	366
WILLIAMSON, D. I. — Larval stages of <i>Pasiphaea sivado</i> and some other Pasiphaeidae (Decapoda)	331

STUDIES ON THE LARVAL DEVELOPMENT OF BRACHYURA II.
DEVELOPMENT OF *PHILYRA SCABRIUSCULA* (FABRICIUS)
AND *IXA CYLINDRUS* (FABRICIUS) OF THE FAMILY LEUCOSIIDAE

BY

Miss K. G. RAJABAI

Department of Zoology, Sri Venkateswara University, Tirupati, India

INTRODUCTION

In the family Leucosiidae, the development of only two species of the genus *Philyra* has been studied so far (Aikawa, 1929; Menon, 1937). Aikawa (1929) described the first larval stage of *P. pisum* De Haan, 1841, from specimens hatched in the laboratory. Menon (1937) described the life history of *P. scabriuscula* (Fabricius, 1798) from the various stages collected from the plankton. From the observations based on the larvae actually hatched out in the laboratory, it is seen that the larvae described by Menon (1937) possibly belong to another species of *Philyra*. The megalopa described by Menon (1937) also seems to be that of another species. In the genus *Ixa* no work has been done so far on the development.

The definition of the larval stages is the same as used in an earlier account (RajaBai, 1959).

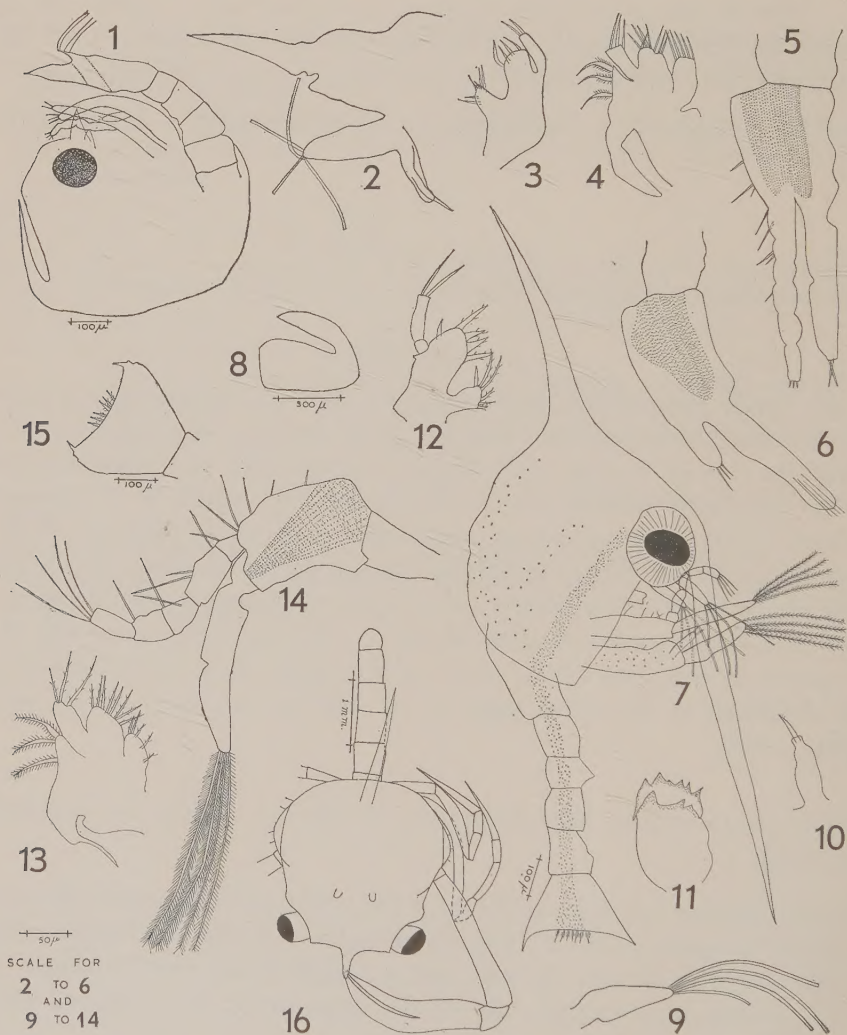
A. EARLY ZOEAL STAGES AND MEALOPA OF *Philyra scabriuscula* (FABRICIUS)
(Figs. 1-16).

Material. During low tide on the 23rd December 1951, a berried *Philyra scabriuscula* of carapace length 11 mm and breadth 10.6 mm was caught while it was attempting to sink into the wet sand at Scandal Point, Visakhapatnam. Subsequently several other berried crabs of the same species were collected and the eggs hatched in the laboratory.

Observations. A number of *P. scabriuscula* with early egg stages were collected, the eggs were ellipsoidal or spherical and always of orange hue. The ellipsoidal eggs measured 366 μ on the major axis and 283 μ on the minor axis. The spherical ones measured 300 μ in diameter. It is evident that the ellipsoidal shape is due to pressure on them for those on the outer sides are all perfectly spherical.

The eggs were at the time of collection in an advanced stage of development and were dark in colour owing to the development of black pigmentation in the larvae which can easily be seen through the transparent egg membranes. Just at

the time of hatching, the spherical eggs which outnumber the ellipsoidal ones enlarge to a diameter of $400\ \mu$. The ellipsoidal eggs have an average major axis of $370\ \mu$.



Figs. 1-16. *Philyra scabriuscula* (Fabricius). 1-6, early first zoea; 1, lateral view; 2, rostrum, first and second antennae; 3, first maxilla; 4, second maxilla; 5, first maxillipede; 6, second maxillipede. 7-15, late first zoea; 7, lateral view; 8, lateral view of carapace; 9, first antenna; 10, pointed process of second antenna; 11, mandible; 12, first maxilla; 13, second maxilla; 14, first maxillipede; 15, telson. 16, megalopa (from the last zoea).

On the 26th December 1951, three days after the capture, the early first zoea larvae were liberated.

The eggs hatch amongst the pleopods in the early first zoea stage and the larvae are liberated in the same stage within about 6 hours.

It was observed that at the time of liberation of the larvae, the crab squats with the posterior part of the carapace in contact with the sand in water and with the chelae set well apart. In this position it was observed to expel a few larvae, four to five at a time, after opening and closing its abdomen two or three times for each liberation. The rostrum and the dorsal spine of the just hatched larvae are flexed to the body and the abdomen is well stretched (Fig. 1). The moment they are liberated, the larvae are active and are found to reach the water surface with vigorous jerks of the abdomen and collect round the finger bowl on the water surface and within a few minutes the rostrum and dorsal spines are stretched and the larvae swim freely in the water (Fig. 7). They were short-lived and after a couple of days all were dead without moulting to the next stage. The crab was fixed just before the complete liberation of the larvae for later reference.

The larvae of the subsequently collected berried crabs also lived only for a couple of days in the laboratory.

A last zoea of *P. scabriuscula* was obtained from the surface plankton collection on the 20th February 1952. The general colour of the zoea is yellowish black and the eyes are jet black. The moss green colour seen in the first zoea stage is not present and in its place a yellow colouration is observed. The exopod setae are six in number.

It moulted to the megalopa (Fig. 16) the next day. The megalopa is pale green in colour on the centre of the carapace and the lateral sides of the carapace are dirty brown. The abdomen is of the same colour as the lateral borders of the carapace. The chelae and the ambulatory legs are colourless.

Early first zoea (Figs. 1-6). The rostrum and the dorsal spine of the zoea are flexed to the body (Fig. 1).

The abdomen is well stretched and consists of five segments excluding the telson. The second and the third segments bear knobs one on each side. The telson is broadly triangular with the posterior margin slightly concave and each posterolateral angle ending in a spine.

The eye is sessile. The first antenna is a conical process with four aesthetes at the apex (Fig. 2). The second antenna is a pointed process (Fig. 2). The mandible is not visible. The coxa, the basis and the endopod of the first maxilla have 6, 4, and 2 setae respectively (Fig. 3). The coxa, the basis and the endopod of the second maxilla bear 5, 8, and 3 setae respectively. The exopod bears 3 plumose setae (Fig. 4). The coxa of the first maxillipede is short and devoid of setae whereas the long basis has on the inner side 3 setae. The endopod is indistinctly five-segmented bearing $2 + 2 - 0 - 1 - 0 - 3$ setae from the proximal to the distal segment. The exopod is armed with 2 rudimentary setae at the tip (Fig. 5). The coxa and the basis of the second maxillipede do not bear setae. The endopod is not segmented and bears 3 setae at the tip; the exopod is armed with 4 rudimentary setae (Fig. 6). The third maxillipede is just a rudiment.

Late first zoea (Figs. 7-15). The zoea has a long rostrum and a long dorsal carapace spine. The lateral carapace spines are absent (Figs. 7 and 8).

The abdomen is similar to that of the previous stage except that the telson bears 2 minute swellings exterior to the posterolateral spines. A single minute tooth referred to by Menon (1937) on the interior of each of the posterolateral corners of the telson is absent here (Fig. 15).

The eye is sessile. The first antenna does not show any further development (Fig. 9). The spiny process of the second antenna has a few spinules at the distal end (Fig. 10); in Menon's (1937) first zoea of *P. scabriuscula* the second antenna is not traceable. The cutting edge of the mandible bears a few teeth (Fig. 11). The basis of the first maxilla bears an additional seta whereas the coxa is similar to that of the previous stage. The endopod is 2-segmented and the distal segment bears 2 terminal setae (Fig. 12). The second maxilla does not show any further development excepting for the sparingly plumose setae (Fig. 13).

The coxa of the first maxillipede is devoid of setae whereas the basis has on the inner side a row of 5 setae. The endopod is five-segmented, 1-3-2-1-4 setae from the proximal to the distal segment. The exopod bears 4 long natatory setae (Fig. 14). The coxa of the second maxillipede is similar to that of the first maxillipede. The basis bears 3 setae on the inner side. The endopod is not segmented and bears 2 setae at the tip. The exopod is similar to that of the first maxillipede. The third maxillipede is still a rudiment.

Measurements of the late first zoea:

Body length	1.28 mm
Length from the rostrum to the dorsal spine	1.8 mm
Length of the rostrum	750 μ
Length of the dorsal spine	680 μ
Length of the abdomen	960 μ

Colouration. The eyes are greenish black. The distal end of the rostrum is pale vermillion in hue. In the dorsal spine, two chromatophores of a mixture of vermillion and yellow are present. The cephalothorax is greenish black with splashes of yellow and black. In the mouth region, a black chromatophore is present. At the bases of the first and the second maxillipedes, greenish yellow with black chromatophores are present aggregated together. In each of the abdominal segments, a black chromatophore is present. The telson is devoid of colour.

Remarks. In *P. scabriuscula* the larvae hatch amongst the pleopods in the early first zoea stage and are liberated by the crab in the same stage. Though Aikawa obtained his larvae by hatching the eggs of *P. pisum* in the laboratory, he has not mentioned at what stage the eggs were hatched and the stage at which the larvae were liberated. It would be interesting to know this aspect of the life history for every species. Since there is a vast difference between the two species

TABLE 1

The chief characters of the first zoea of the genus Philyra

Character	<i>P. scabriuscula</i> (local form)	<i>P. pisum</i> (according to Aikawa, 1929)
Carapace spines	Long rostrum and long dorsal spine present. Lateral spines absent.	Short rostrum present. Dorsal and lateral spines absent.
Second antenna	Spiny process inconspicuous, with spines on distal half.	Simple inconspicuous spiny process, with distal end often finely serrated.
Telson	Broadly triangular. Posterolateral corners drawn out into spines and between these there are three pairs of setae. A pair of minute external swellings on each posterolateral corner.	Semi-circular. Rounded sub-lateral corner with three very slight swellings, each with a fine short hair at apex. Between these rounded corners there are three pairs of setae.

(see Table 1), it has to be elucidated whether other species link these two species or whether each species is quite different and readily identifiable.

Menon's (1937) description of the first zoea, obtained from the plankton and described by him as *P. scabriuscula*, differs in certain respects from the description given above of the first zoea hatched from the eggs of *P. scabriuscula*. Thus it may be seen that in the first zoea described by Menon the rostrum and dorsal spines are short whereas they are long in the first zoea of *P. scabriuscula*. The second antenna could not be traced by Menon, while it is distinct here and bears a spiny process with a few spines at the distal end. Finally no teeth at the posterolateral corners of the telson could be seen in the present form while Menon described a single minute tooth on the interior of each of the posterolateral corners of the telson. These differences point to the fact that the first zoeae collected from the plankton by Menon (1937) are not of *P. scabriuscula*.

Megalopa (Fig. 16). The rostrum of the megalopa is short and blunt. At the anterior central part of the carapace two small knobs are present. From the posterocentral part of the carapace a long spine originates. On the sternum can be seen a pair of spines, each in a line with the first pair of walking legs. Sensory setae are absent from the dactyli of the last pair of legs. There are 6 setae on each of the last pair of pleopods.

Measurements of the megalopa from the last zoea stage:

Carapace length	1.5 mm
Carapace breadth	1.15 mm
Length of the rostrum	250 μ
Length of the posterior spine	900 μ

Remarks. Menon's (1937) megalopa of *P. scabriuscula* has a shorter rostrum and a shorter posterior spine than that of *P. scabriuscula* described above. Also the spine referred to by Menon as present in the branchial region is absent in the megalopa of *P. scabriuscula*. On the sternum, a pair of spines are present in a line with the first pair of walking legs whereas according to Menon a few spines are present on the ventral side. The last pleopod has 6 setae but Menon does not mention anything about setae.

The above facts go to establish that the megalopa collected by Menon (1937) cannot be that of *P. scabriuscula* but that it must belong to some other species of the same genus.

B. EARLY FIRST ZOEAE OF *Ixa cylindrus* (FABRICIUS, 1777)

(Figs. 17-24)

Material. An ovigerous female of *Ixa cylindrus*, measuring 18 mm in length and 51.5 mm in breadth of carapace, was caught in a fishing net on the 14th July, 1953 in offshore waters at Lawson's Bay, Visakhapatnam.

Observations. The late eggs are purple in colour, spherical in shape and of a diameter of 330 to 350 μ . Two days after capture (the 16th July 1954), the eggs became darker in colour. Three days later, the liberation of the larvae commenced and lasted for fully 24 hours. The mode of liberation of the larvae was effected by opening of the abdomen a little each time; then the movements of the pleopods could be seen and by such movements the hatched larvae were discharged and pushed out into the water. A good many emerged dead while those alive did not survive beyond 6 to 7 hours. The general colour of the larvae was purplish translucent white.

Description (Figs. 17-24). The rostral and the dorsal carapace processes are present. The rostral process projects over the mouth region and the dorsal process is bent over the back. Both these processes are blunt and are not pointed (Fig. 17).

The abdomen is five-segmented. Neither the abdominal segments nor the telson bear spines (Fig. 24).

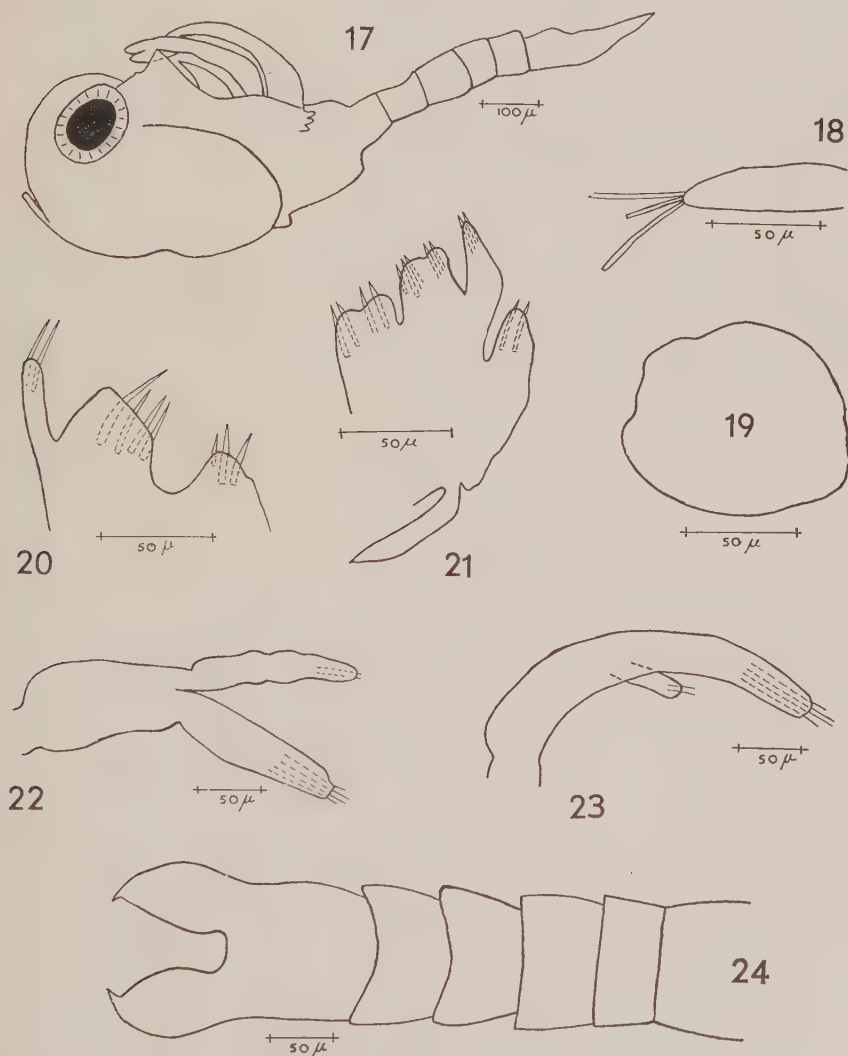
The eye is sessile. The first antenna is a conical process bearing three aesthetes (Fig. 18). The second antenna is not visible. The mandible is rudimentary (Fig. 19). The coxa and the basis of the first maxilla bear 3 and 4 setae respectively. The endopod is unsegmented and bears 2 setae (Fig. 20). The coxa and basis of the second maxilla bear 2 + 2 and 3 + 2 setae respectively. The endopod is not segmented and has 2 setae; the exopod is also armed with 2 setae (Fig. 21).

The protopodite and endopod of the first maxillipede are indistinctly segmented. The endopod and the exopod bear 4 and 2 rudimentary setae respectively (Fig. 22). The second maxillipede is similar to the first maxillipede in every respect except that the endopod is very short (Fig. 23).

The setae of all the appendages are rudimentary.

Measurements of the early first zoea:

Body length	1.23 mm
Length of the dorsal process	50 μ
Length of the abdomen	560 μ
Length of the telson to the tip of the telson fork	160 μ
Breadth of the telson	50 μ



Figs. 17-24. *Ixa cylindrus* (Fabricius), early first zoea. 17, lateral view; 18, first antenna; 19, mandible; 20, first maxilla; 21, second maxilla; 22, first maxillipede; 23, second maxillipede; 24, abdomen.

I wish to thank Dr. Kandula Pampapathi Rao, Head of the Department of Zoology, Sri Venkateswara University, Tirupati, for kindly offering valuable suggestions.

RÉSUMÉ

Etudes sur le développement larvaire des Brachyura. II. Développement de *Philyra scabriuscula* (Fabricius) et *Ixa cylindrus* (Fabricius) de la famille des Leucosiidae.

Les Zoés I de *Philyra scabriuscula*, écloses au laboratoire, sont décrites de façon détaillée (larves jeunes et plus âgées). Une dernière zoé de cette espèce a été obtenue par une pêche planctonique de surface et a mué, donnant une mégaloque qui est également décrite.

Il est possible que les larves décrites par Menon (1937) comme *P. scabriuscula* appartiennent à une autre espèce. Les mégaloques décrites par Menon semblent aussi être celles d'une autre espèce. Les différences entre les zoés et entre les mégaloques sont examinées en détail. La zoé I jeune d'*Ixa cylindrus* est décrite de façon détaillée pour la première fois.

REFERENCES

- AIKAWA, H., 1929. On larval forms of some Brachyura. Rec. Oceanogr. Wks. Jap., 2: 17-55.
MENON, M. K., 1937. Decapod larvae from the Madras plankton. Bull. Madras Govt. Mus., (new ser.) (Nat. Hist. sect.) 3 (5): 1-56.
RAJABAI, K. G., 1959. Studies on the larval development of Brachyura, Part I. The early and postlarval development of *Dotilla blanfordi* Alcock. Ann. Mag. Nat. Hist. (in the press).

LA SUPER-ESPÈCE *JAERA NORDMANNI* (RATHKE)
(ISOPODES ASELOTES, JANIRIDAE)

PAR

Annie LEMERCIER

(Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences, Caen)

Nous devons la première description, assez sommaire, de l'espèce *Jaera nordmanni* à H. Rathke, qui, étudiant, en 1837, des exemplaires recueillis sur les rivages de Crimée, leur donna le nom de *Janira nordmanni*.

L'Asellote ne fut retrouvé qu'en 1868, sur les côtes de Cornouailles et du Pays de Galles, par Bate et Westwood. A cette occasion, les auteurs ne redonnèrent qu'une brève description des individus récoltés, mais rapportèrent correctement l'espèce au genre *Jaera* Leach, 1813, corrigeant les interprétations génériques antérieures de Rathke et de Milne-Edwards, qui, en 1840, avait créé, pour l'espèce *nordmanni*, un genre *Jaeridina*.

Par la suite, des *Jaera* attribuées à l'espèce *Jaera nordmanni* furent signalées en de nombreux points des côtes européennes: en Grande Bretagne, par Stebbing (1876), Koehler (1885), Walker et Hornell (1896), Tattersall (1905), en France, par Marion (1883); au Danemark, par Meinert (1893); sur les côtes bulgares de la Mer Noire, par Marcusen (1867), Uljanin (1872), Grebnitzky (1875; cité par Valkanov, 1938), Chichkoff (1912), Valkanov (1938).

Jusqu'en 1938 cependant, la détermination de *Jaera nordmanni* demeurait assez incertaine, les diagnoses de Rathke (1837), ou de Bate et Westwood (1868), étant beaucoup trop imprécises pour écarter tout risque d'erreur.

En 1938, parut, dans une révision du genre *Jaera* effectuée par Kesselyák, la première description détaillée, accompagnée de bonnes figures, de *Jaera nordmanni* (Rathke). Kesselyák, dans ce travail, mit en synonymie avec *Jaera nordmanni* l'espèce *Jaera guernei* Dollfus, 1889, découverte dans un ruisseau d'eau douce de l'île de Florès (Açores). Son étude de *Jaera nordmanni* reposait sur l'examen d'individus, qu'il jugea identiques entre eux, provenant de Messembria (Bulgarie) et des Açores; mais il affirmait en outre, sans toutefois en avoir observé d'échantillons, la présence de *Jaera nordmanni* typiques sur les côtes britanniques, présence mise en doute par Sars (1897a), Monod (1925), Arcangeli (1934). Les observations de Valkanov (1938) concordent bien avec celles de Kesselyák.

Jusqu'à ces toutes dernières années, *Jaera nordmanni* apparaissait ainsi comme une espèce monotypique à très vaste répartition géographique, distribuée sur les

côtes de la Mer Noire, de la Méditerranée, de l'Océan Atlantique oriental, de la Manche, de la Mer d'Irlande et de la Mer Baltique.

Les recherches récentes obligent à modifier cette opinion et à faire des *Jaera nordmanni* une super-espèce groupant trois espèces, évidemment proches parentes, mais bien distinctes.

Signalons tout d'abord qu'en 1952, Margalef, étudiant soigneusement des *Jaera* vivant dans un ruisseau d'eau douce de l'Île Majorque (Baléares), les décrivait sous le nom de *Jaera balearica*. Il ne semble pas que cette espèce, bien qu'elle paraisse, à en juger par les publications, s'écarter par quelques détails de la diagnose de référence de Kesselyák, doive être maintenue. En effet, j'ai pu comparer, point par point, *Jaera balearica*, d'après l'excellente illustration qu'en donne Margalef, à *Iaera guernei* Dollfus¹, et suis certaine de la rigoureuse identité des deux formes. Comme, d'autre part, Kesselyák affirme l'identité des individus açoréens (*guernei*) et bulgares, ces derniers pouvant très probablement être assimilés aux *nordmanni* typiques de Rathke, on peut en déduire que *Jaera balearica* n'est autre chose qu'une *nordmanni* typique et doit tomber en synonymie avec cette forme: les différences entre les descriptions de Margalef et de Kesselyák ne sont qu'apparentes, en quelque sorte littéraires, et doivent être imputées aux degrés respectifs d'exigence systématique des deux auteurs.

O. Renaud, dans un travail effectué en 1953-1954, mais seulement publié en 1958, montrait que les *Jaera nordmanni* de la région de Roscoff différaient assez notablement des *nordmanni* typiques, mais sans apporter de conclusions décisives au sujet de la position systématique de la forme armoricaine.

En 1957, j'ai pu récolter, sur les côtes françaises de la Manche et de la Méditerranée, divers échantillons de populations de *Jaera* qui, en première approximation, pouvaient être considérées comme des *nordmanni*. Mais une observation plus minutieuse de ces échantillons, et leur comparaison, d'une part, avec les descriptions de Kesselyák et de Margalef, d'autre part avec les exemplaires de *Iaera guernei*, m'ont conduite aux constatations suivantes:

a) des *Jaera nordmanni* typiques, identiques aux *Iaera guernei* Dollfus ou *J. balearica* Margalef, existent sur les côtes de Corse et de Provence.

b) une seconde forme, voisine de la précédente mais indiscutablement distincte et jusqu'alors non décrite, se rencontre également sur nos côtes méditerranéennes.

c) une troisième forme, nordique, peuple les côtes françaises de la Manche ainsi que les côtes anglaises et écossaises; elle correspond sans doute à la *Jaera nordmanni* observée par Bate et Westwood; c'est elle qui fut retrouvée et étudiée par Olga Renaud sur nos côtes de Bretagne.

d) ces trois types de *Jaera nordmanni*, élevés au Laboratoire dans des conditions aussi comparables que possible, ont conservé intacts tous leurs caractères différentiels.

¹) Je tiens à exprimer toute ma reconnaissance à Monsieur le Professeur Vachon qui m'a grandement facilité l'étude de ce précieux matériel, conservé au Muséum d'Histoire Naturelle de Paris.

L'extrême ressemblance de ces trois formes, preuve de leur très proche parenté, m'a conduite, dans une note préliminaire (Lemerrier, 1958) à adopter une nomenclature trinominale, et à nommer *Jaera nordmanni nordmanni* la forme typique, *Jaera nordmanni massiliensis* la nouvelle forme méditerranéenne, *Jaera nordmanni nordica* la forme septentrionale.

Le problème systématique soulevé par l'existence de ces trois types de *Jaera nordmanni* est très voisin de celui que posaient les *Jaera marina* (Fabr.), (Forsman, 1944, 1949; Bocquet, 1953). Doit-on considérer *J. nordmanni* comme une espèce polytypique, ou lui conférer le rang de super-espèce? Les observations recueillies jusqu'à présent permettent d'opter en faveur de la seconde solution. En effet, bien que les différences morphologiques qui séparent les trois formes du complexe *nordmanni* soient moins marquées que celles qui existent entre les diverses *Jaera marina*, aucun des nombreux essais d'hybridation entrepris n'a donné de résultat. L'isolement génétique des trois formes de *Jaera nordmanni* s'avère ainsi total et on ne saurait douter de leur rang spécifique.

I. DIAGNOSE DE LA SUPER-ESPÈCE *Jaera nordmanni*.

Les *Jaera nordmanni* comptent, avec *Jaera schellenbergi* Kesselyák et *Jaera italica* Kesselyák, parmi les espèces de taille moyenne du genre *Jaera*. Les mâles atteignent des dimensions supérieures à celles des femelles: la longueur du plus grand mâle observé est 4,6 mm, celle de la plus grande femelle observée 4 mm. Les *Jaera nordmanni* présentent un aplatissement dorso-ventral et un élargissement très considérable du corps; cet élargissement est particulièrement important dans la moitié postérieure chez les vieux mâles adultes, les femelles conservant un corps sensiblement ovale. Les yeux sont petits et éloignés des bords latéraux de la tête.

La coloration des *Jaera nordmanni* est très uniforme; la répartition homogène des chromatophores dorsaux confère aux individus une teinte jaune-brun foncé, tirant parfois sur le gris. Les animaux sont assez transparents, surtout dans les régions marginales. Il n'existe pas de polychromatisme.

Les antennules n'ont qu'un asque sensoriel. Les antennes possèdent un fouet multiarticulé égalant en longueur la moitié environ de la longueur du corps, l'ensemble de l'antenne atteignant les deux-tiers de la longueur du corps. Comme chez *Jaera marina*, le deuxième article du palpe du maxillipède est très élargi et de forme presque quadrangulaire.

Le pléotelson présente sur son bord postérieur une échancrure double (comme chez *J. sarsi* Valkanov, *J. sarsi caspica* Kesselyák et *J. italica* Kesselyák), où sont logés les uropodes. Ces derniers sont à peu près deux fois plus longs que larges; ils portent chacun un endopodite et un exopodite, l'endopodite étant 1 fois $\frac{1}{2}$ à 2 fois plus long que l'exopodite.

Les périopodes des mâles portent des caractères sexuels secondaires très comparables à ceux que l'on observe chez *J. schellenbergi* et *J. italica*: on trouve ainsi un feutrage de soies longues et courbes sur les ischiopodites, les méropodites et les carpopodites des trois premiers périopodes, des soies particulières, appelées

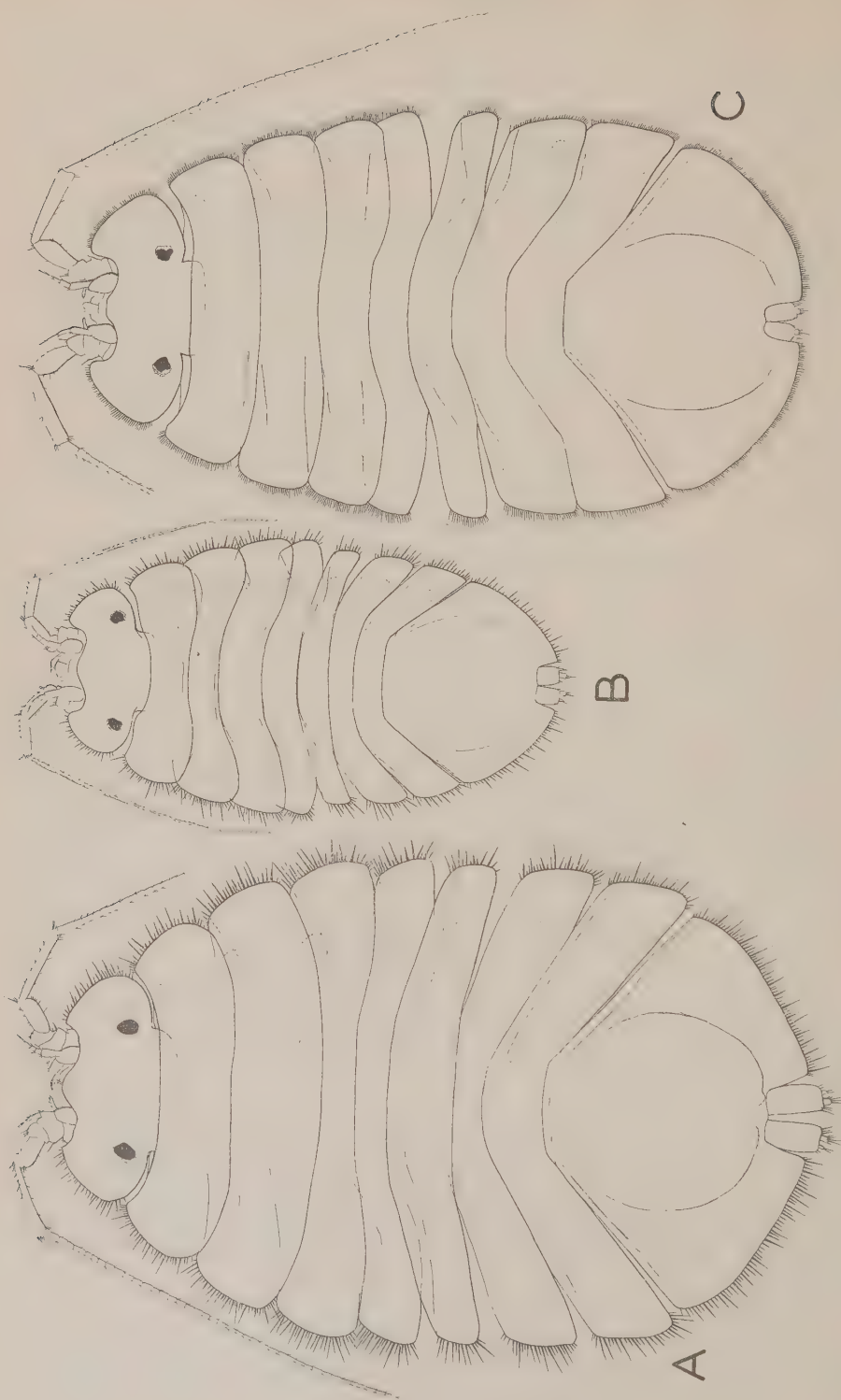


Fig. 1. A, *J. n. nordmanni* (exemplaire de Calvi), mâle de 4,7 mm de long; B, *J. n. nordmanni* (exemplaire de Calvi), femelle de 3,2 mm de long; C, *J. n. massiliensis* (exemplaire d'Endoume), mâle mesurant 4,4 mm de long.

„rübenartige Stacheln” par Kesselyák, sur les carpopodites des P 4 et une râpe sur les propodites de ces P 4. Les dactylopodites des différents périopodes, à l'exception de ceux de la première paire, portent trois ongles: 2 sont terminaux, le troisième, plus interne, étant plus faible. Les P 1 ne possèdent que les 2 ongles terminaux.

La forme du préopercule (pléopodes I) des mâles constitue le caractère essentiel permettant la détermination d'une *Jaera nordmanni*. Ce préopercule ressemble

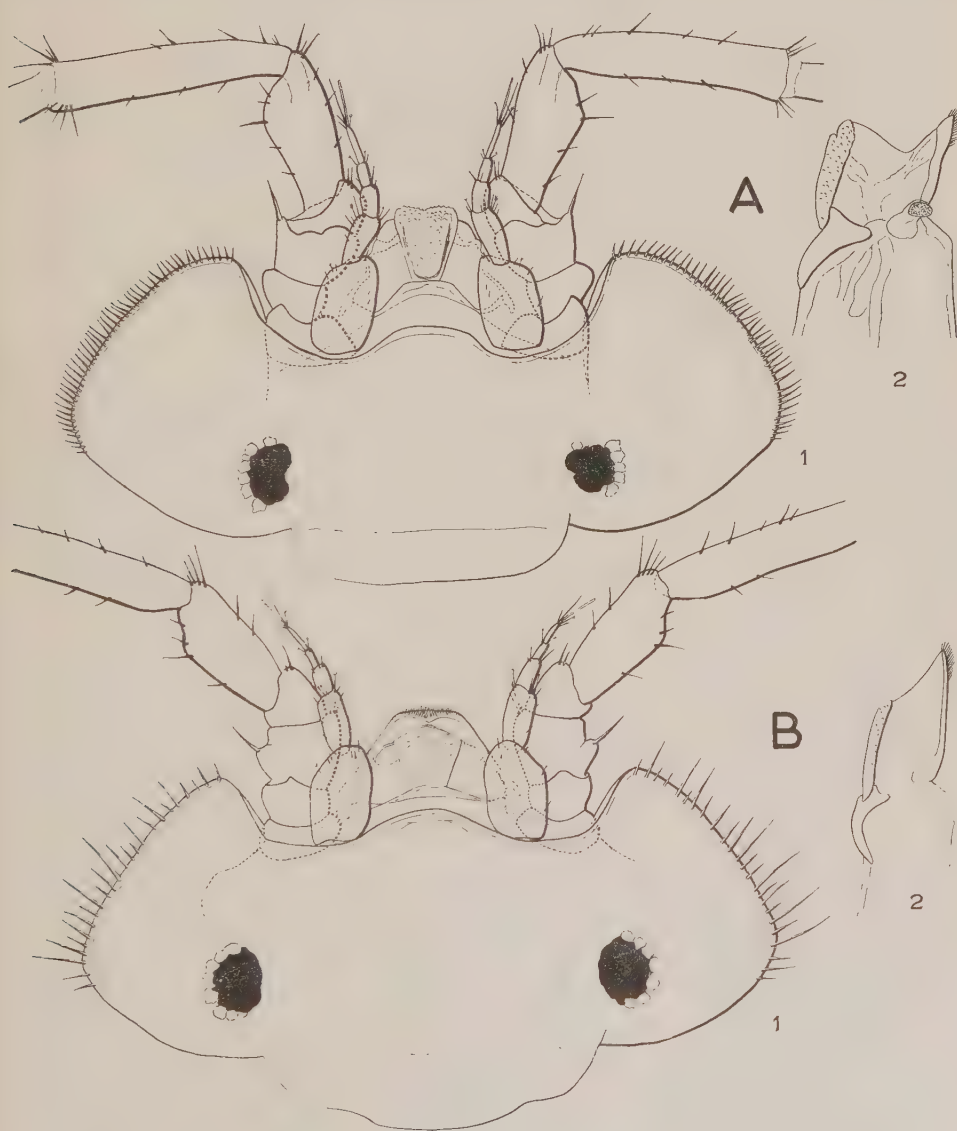


Fig. 2. Différences morphologiques des régions frontales et labre (profil): A, 1 et 2, *J. n. massiliensis* (exemplaire d'Endoume); B, 1 et 2, *J. n. nordmanni* (exemplaire de Calvi).

à une étroite languette, légèrement élargie dans sa région d'attache avec le corps, possédant de chaque côté des épines dans lesquelles coulisent les stylets des pléopodes copulateurs (Pl. II).

Ce sont essentiellement les variations des caractères sexuels des mâles qui permettent la distinction des différentes espèces de *Jaera nordmanni*.

Les femelles de *Jaera nordmanni* ne présentent guère de particularités morphologiques; cependant elles sont dépourvues des corps chitineux, bien visibles chez les *Jaera marina*, et leur opercule (résultant de la fusion des Pl. II) montre une légère concavité de son bord distal.

II. ETUDE MORPHOLOGIQUE ET ÉCOLOGIQUE DES DIFFÉRENTES *Jaera nordmanni*.

A. *Jaera nordmanni nordmanni* (Rathke, 1837)

Janira nordmanni Rathke, 1837

Jaeridina nordmanni Milne-Edwards, 1840

Iaera guernei Dollfus, 1889

Jaera nordmanni (Rathke), Kesselyák, 1938

Jaera balearica Margalef, 1952

Jaera nordmanni nordmanni (Rathke), Lemerrier, 1958

1. Caractères morphologiques.

Les mâles de *J. n. nordmanni* sont caractérisés par un préopercule dont les épines latérales sont recourbées vers l'intérieur et les mucrons terminaux bien développés (fig. 3, A). Ce préopercule correspond exactement aux dessins donnés par Kesselyák et par Margalef.

La fig. 8, A donne le détail des P 3 et montre le feutrage caractéristique de

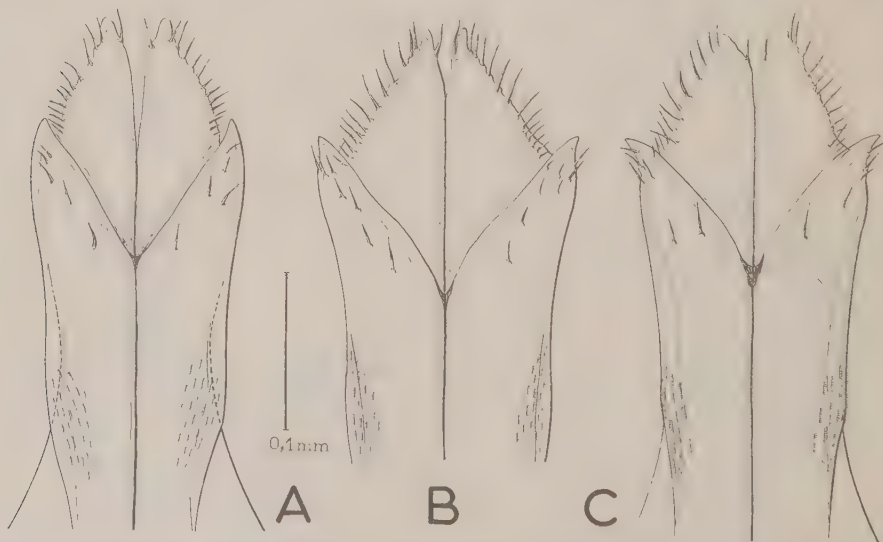


Fig. 3. Préopercules de mâles adultes. A, d'un mâle de *J. n. nordmanni* (exemplaire de Calvi), B, d'un mâle de *J. n. nordica* (exemplaire de Nacqueville), tous deux mesurant 4 mm de long; C, d'un mâle de *J. n. massiliensis* (exemplaire d'Endoume) mesurant 3,5 mm.

soies courbes ornant les ischiopodites, les méropodites et les carpopodites des trois premières paires de péréiopodes. On remarque, sur les propodites de ces péréiopodes, la présence de 6 à 8 soies courtes et droites.

Les péréiopodes 4 (fig. 9, A) des *J. n. nordmanni* possèdent 12 à 15 „rübenartige Stacheln” réparties en deux ou trois rangs sur la moitié proximale du carpopodite. Le nombre de ces soies spéciales varie avec la taille des individus, l'ornementation s'enrichissant au cours des mues successives de l'Isopode. Les nombres donnés dans ce travail correspondent à des individus de très grande taille, ayant atteint leurs dimensions maxima ou proches de l'atteindre. Le propodite de P 4 présente un léger bombement au niveau de la râpe.

Les variants sexuels des différents péréiopodes ne se différencient que tardivement, bien après que le préopercule ait acquis la forme adulte: ils n'apparaissent que sur des individus mesurant 2 mm au moins de longueur (fig. 6 et 7).

Le rôle sexuel des quatre premières paires de péréiopodes ne fait aucun doute. Pendant la précopulation, qui peut quelquefois se prolonger plusieurs jours, le mâle tient la femelle ventre à ventre grâce à ses P 4. Ces P 4, plus courts que les autres péréiopodes, sont extrêmement trapus; leur propodite, en se repliant sur le carpopodite, forme une pince que le mâle utilise pour maintenir la femelle dont les antennes restent repliées le long du corps.

Les copulations ne peuvent s'effectuer qu'entre individus de tailles différentes, la femelle devant toujours être plus petite que le mâle. On observe fréquemment une jeune femelle, dont la tête atteint à peine le niveau du deuxième segment thoracique libre du mâle, agrippée au niveau de son premier ou deuxième segment thoracique grâce aux puissantes pinces des P 4 mâles.

Les derniers péréiopodes (fig. 10, A) sont plus longs que les premiers; les P 7 possèdent des rangées de soies assez grêles sur le basipodite, plus fortes sur l'ischiopodite et le méropodite. Chez certains individus, on observe en outre, sur le carpopodite, une ou deux épines qui peuvent être bifides à leur extrémité.

Les figures d'ensemble (fig. 1, A et B) ainsi que celles qui représentent le pléotelson (fig. 4, A₁ et B₁) et la tête (fig. 2, B₁) montrent que l'ornementation marginale du corps est formée de grandes et de petites soies en disposition alternée; on remarquera également la forme triangulaire de la partie supérieure du labre (processus frontal).

La taille des *J. n. nordmanni* varie suivant les populations. Pour la population de Calvi, le plus grand mâle observé mesurait 4,6 mm de longueur (prise entre le bord antérieur du labre et l'extrémité postérieure du pléotelson) et 2,7 mm de largeur au niveau du 3ème segment thoracique. Je n'ai pas rencontré de mâle dépassant 3 mm de longueur (ou 1,5 mm de largeur) dans les échantillons récoltés aux Açores par Dollfus, ni dans des échantillons recueillis à Port-Miou et au Cap d'Antibes. En élevage, des individus provenant de Port-Miou ou d'Antibes ont atteint des tailles plus importantes, mais sans jamais aller jusqu'à 4 mm de longueur. Les femelles, plus petites, ne dépassent guère 3,5 mm de longueur (Calvi).

La fig. 5 complète l'illustration relative à cette espèce (préopercules de prémâles, pléopodes copulateurs de prémâles et de mâles, pléopodes III à V du mâle).

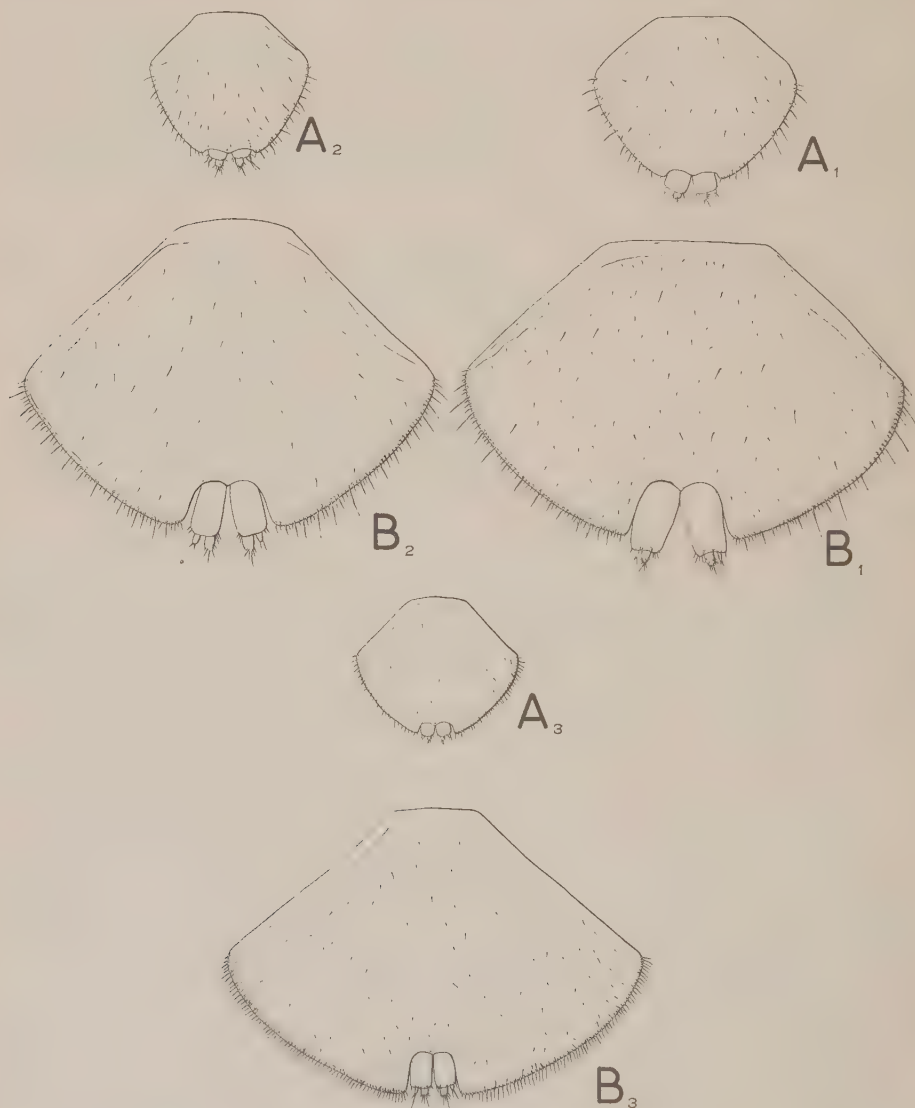


Fig. 4. *J. n. nordmanni* (exemplaires de Calvi), Pléotelson chez un prémâle (A_1), et chez un mâle (B_1); *J. n. nordica* (exemplaires de Nacqueville), Pléotelson chez un prémâle (A_2) et chez un mâle (B_2); *J. n. massiliensis* (exemplaires d'Endoume), Pléotelson chez un prémâle (A_3) et chez un mâle (B_3).

2. Préférences écologiques et distribution géographique.

Les *J. n. nordmanni* se rencontrent dans divers milieux. La population de Calvi, extrêmement dense, était limitée à quelques pierres plates baignées par une source

d'eau douce située à 2 mètres environ au-dessus du niveau de la mer; au Cap d'Antibes, une petite population, assez disséminée, vivait sous des pierres recouvertes par 20 à 30 cm d'eau de mer; enfin, à Port-Miou, dans une calanque à l'est de Marseille, une importante population pullulait sous des pierres situées, par 20 ou 40 cm de fond, dans une eau calme de salinité variable.

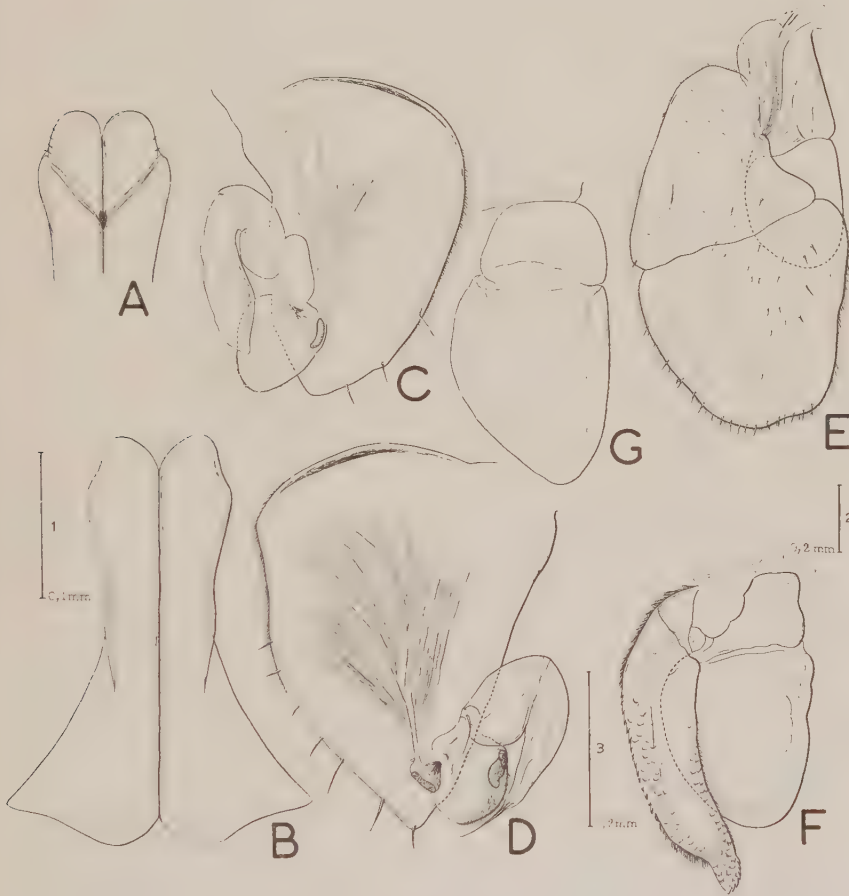


Fig. 5. *J. n. nordmanni* (exemplaires de Calvi), A et B, préopercules de prémâles mesurant 1,3 et 1,4 mm de long; C, pléopode II de prémâle; D, E, F et G, pléopodes II, III, IV et V d'un mâle mesurant 4 mm de long. Le trait 1 indique l'échelle des fig. A, B et C, le trait 2 celle des fig. E, F et G, le trait 3 celle de la fig. D.

J. n. nordmanni montre ainsi, dans les conditions naturelles, une très grande euryhalinité, que confirment les observations faites au Laboratoire. Des animaux prélevés en milieu dulçaquicole s'accommodent parfaitement d'une vie dans l'eau de mer; j'ai conservé pendant deux ans en élevage au Laboratoire une souche de *J. n. nordmanni* originaire de Calvi, dans des cristallisoirs contenant de l'eau de mer prélevée à Luc; j'ai élevé pendant un an, avec autant de succès, des individus

de même provenance dans de l'eau saumâtre prélevée dans le canal de Caen à la mer (salinité de 3 ‰ environ). La salinité n'influe en aucune manière sur les caractères morphologiques de *J. n. nordmanni*.

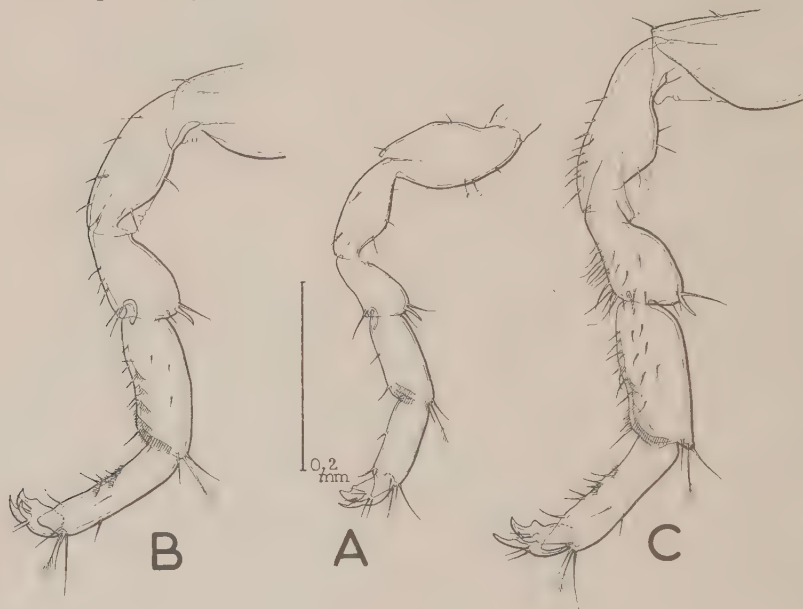


Fig. 6. *J. n. nordmanni* (exemplaires de Calvi), A, P 3 d'un prémâle; B et C, P 3 de jeunes mâles mesurant: 2,2 et 2,3 mm de long.

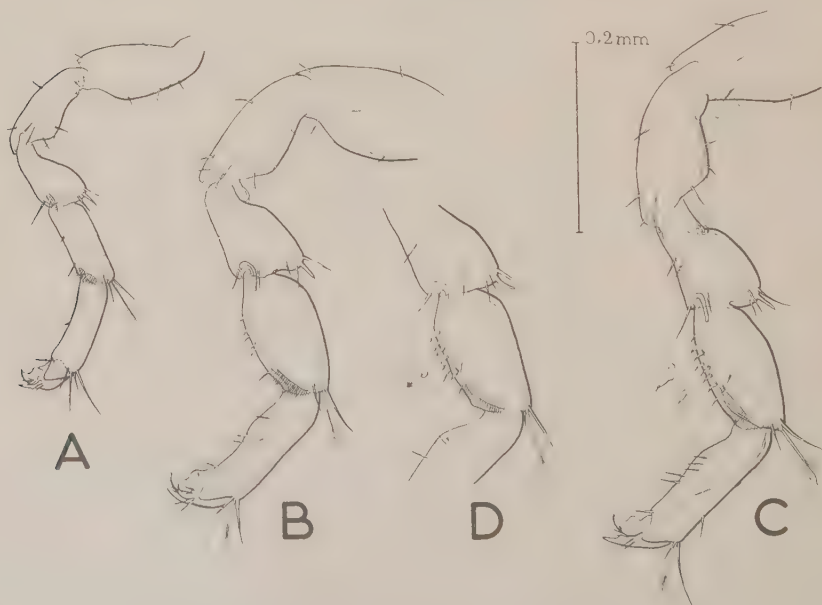


Fig. 7. *J. n. nordmanni* (exemplaires de Calvi), A, P 4 d'un prémâle; B, C et D, P 4 de jeunes mâles mesurant 2,2 mm, 2,3 mm et 2,5 mm de long.

La répartition géographique de *J. n. nordmanni* est assez vaste; l'espèce semble représentée dans une zone limitée par les 30° et 45° parallèles. Les stations suivantes en sont connues:

- en bordure de la Mer Noire,
sur les côtes de Crimée; Cap Parthénion (Rathke, 1837)
sur les côtes bulgares: Messemvria, Sozopol, Varna (Chichkoff, 1912;
Kesselyák, 1938; Valkanov, 1938)
- aux Açores,
dans un torrent de l'Île de Florès (Caldeira funda de Lagens) (Dollfus,
1889)
- aux Baléares,
dans un ruisseau d'eau douce de l'Île Majorque près de Sòller (Margalef,
1952)
- le long des côtes de la Corse et de la Provence, Calvi, Port-Miou et Cap
d'Antibes (1958).

B. *Jaera nordmanni nordica* Lemerrier, 1958

Jaera nordmanni (Rathke), Bate et Westwood, 1868

Jaera nordmanni (Rathke), Renaud, 1958

Jaera nordmanni nordica Lemerrier, 1958

1. Caractères morphologiques.

Le préopercule des *J. n. nordica* mâles (fig. 3, B) présente des épines latérales dirigées vers l'extérieur et des mucrons terminaux bien développés.

Les périoïpodes antérieurs (P 1, P 2 et P 3) (fig. 8, B) sont de type *nordmanni*; ils montrent cependant, sur la moitié distale du basipodite, une rangée de soies assez longues, légèrement courbées, qui n'existe ni chez *J. n. nordmanni*, ni chez *J. n. massiliensis*.

Les P 4 de *J. n. nordica* (fig. 9, B) sont caractérisés par la présence de nombreuses „rübenartige Stacheln" (12 à 18) situées sur toute la longueur du carpopodite, et d'une sorte de protubérance sub-distale due à la déformation importante des propodites au niveau de la râpe.

Les ischiopodites des P 7 (fig. 10, B) portent une rangée de longues soies légèrement courbées. Contrairement à ce que l'on observe chez *J. n. nordmanni*, ces soies ne se retrouvent pas sur le méropodite. Quelques soies grêles ornent le basipodite. Le carpopodite porte parfois des épines, bifurquées ou non.

Les *J. n. nordica* ont même silhouette générale que les *J. n. nordmanni*; elles montrent en outre la même ornementation marginale et la même forme triangulaire du processus frontal. Les tailles maxima observées dans les populations bretonnes et normandes sont du même ordre de grandeur que celles des *J. n. nordmanni*.

2. Préférences écologiques et distribution géographique.

Les populations de *J. n. nordica* se rencontrent dans les horizons élevés de la

zone intercotidale. Elles vivent sous les pierres, dans des milieux assez divers, vaseux ou sableux, mais toujours plus ou moins saumâtres. Ainsi *J. n. nordica* a

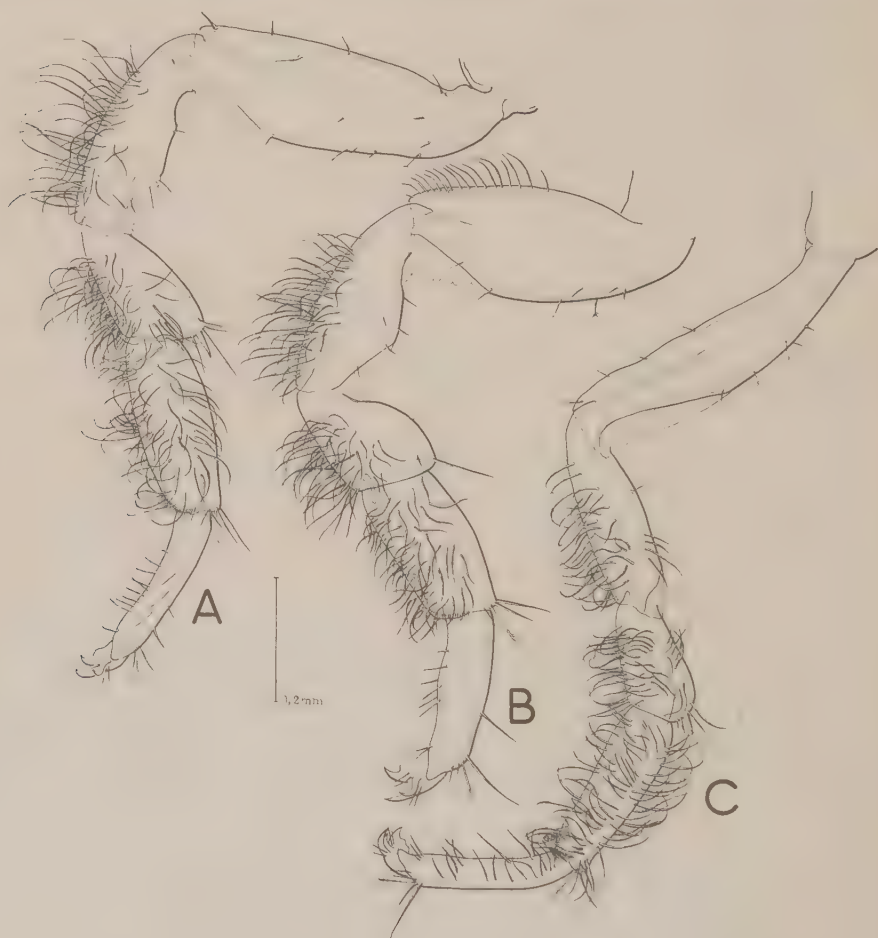


Fig. 8. Pérépodes 3 de mâles de grande taille: A, *J. n. nordmanni* (exemplaire de Calvi); B, *J. n. nordica* (exemplaire de Nacqueville); C, *J. n. massiliensis* (exemplaire d'Endoume).

été trouvée, par exemple, au débouché du Diben, à Primel (Bocquet, in litt.), dans un ruisseau à Pont-Aven (Renaud, 1958), à Binic (près de St Brieuc), au débouché de l'Ic (Salmon, in litt.), à Carnalea (McCartan et Slinn, 1953), à Scarlett Point (Ile de Man) (Naylor et Slinn, 1958), enfin au débouché du ruisseau des Castelets (Nacqueville, près de Cherbourg) (Lemerrier, 1958).

Les *J. n. nordica* sont très fréquemment associées aux *Jaera marina ischiosetosa* (comme c'est le cas notamment à Primel et à Binic), elles-mêmes inféodées à des milieux saumâtres et euryhalins. Dès 1876, Stebbing notait la présence simultanée de *J. nordmanni* et de *J. marina* à Meadfoot; il signalait également la nette préférence des *J. nordmanni* pour les niveaux intercotidaux les plus élevés, ce qui

témoigne de la plus grande tolérance, vis à vis de la dessalure, des *J. nordmanni* par rapport aux *J. marina*. Il est extrêmement probable que les *J. marina*, incomplètement déterminées, signalées à Carnalea et à Scarlett Point comme associées aux *J. nordmanni* (McCartan et Slinn, et Naylor et Slinn) ne sont autres que des *J. m. ischiosetosa*.

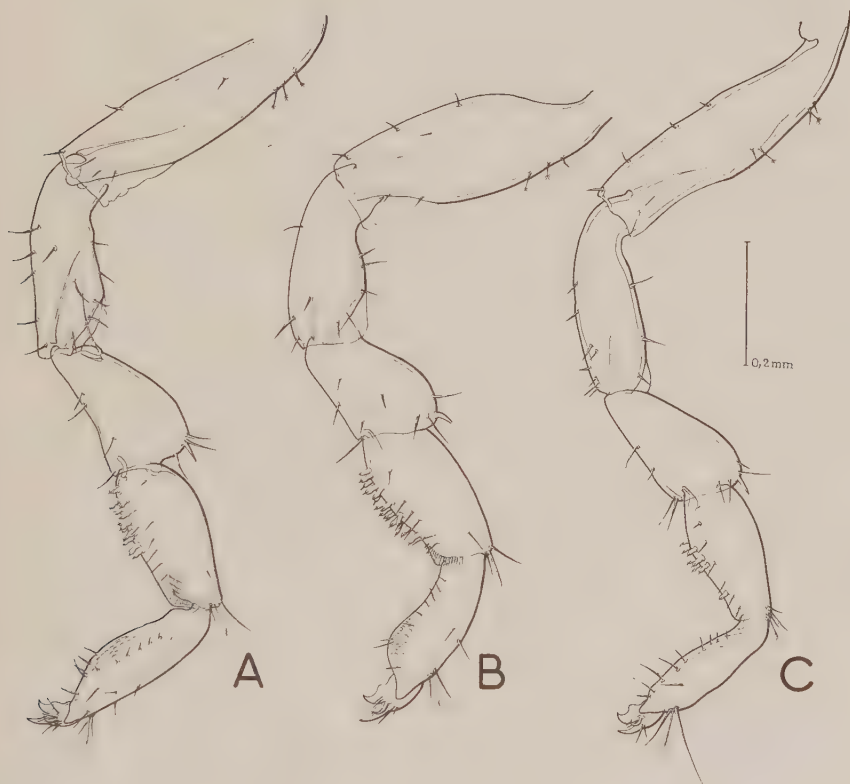


Fig. 9. Péréiopodes 4 de mâles de grande taille: A, *J. n. nordmanni* (exemplaire de Calvi); B, *J. n. nordica* (exemplaire de Nacqueville); C, *J. n. massiliensis* (exemplaire d'Endoume).

L'espèce *J. n. nordica* se rencontre sur les côtes européennes au nord du 45° parallèle. Les stations suivantes en sont connues:

— côtes de Grande-Bretagne:

Cornouailles: Plymouth (Bate and Westwood, 1868), Meadfoot, près de Torquay (Stebbing, 1876)

Pays de Galles: Langland Bay (Bate et Westwood, 1868)

Ecosse: Loch Fyne (Scott, cité par Tattersall, 1905, et Arcangeli, 1934)

Irlande: Ballynakill e Bofin (Tattersall, 1905), Carnalea (McCartan et Slinn, 1953), Scarlett Point (Ile de Man) (Naylor et Slinn, 1958)

Iles anglo-normandes: Sark (Koehler, 1885), Jersey (Walker et Hornell, 1896)

— côtes de France:

Bretagne: Primel, Pont-Aven près de Roscoff (Bocquet, in litt.; Renaud, 1958), Binic près de St Brieuc (Salmon, in litt.)

Cotentin: Nacqueville, près de Cherbourg (Lemerrier, 1958)

— côtes danoises:

Kattegat (Meinert, 1893).



Fig. 10. Péréiopodes 7 de mâles de grande taille: A, *J. n. nordmanni* (exemplaire de Calvi); B, *J. n. nordica* (exemplaire de Nacqueville); C, *J. n. massiliensis* (exemplaire d'Endoume).

C. *Jaera nordmanni massiliensis* Lemerrier, 1958

Janira nordmanni Rathke, Marion, 1883

Jaera nordmanni massiliensis Lemerrier, 1958

1. Caractères morphologiques.

Chez les mâles *massiliensis* le préopercule (fig. 3, C) possède, comme chez les *nordica*, des épines latérales déjetées vers l'extérieur. Mais, contrairement à ce que l'on observe chez *nordica* et *nordmanni*, les mucrons terminaux restent, pour cette espèce, rudimentaires et légèrement inclinés vers l'extérieur.

Tout en présentant en commun avec les *nordmanni* typiques un feutrage de soies courbes recouvrant les ischiopodites, méropodites et carpopodites, les premiers péréiopodes de *J. n. massiliensis* se caractérisent par la présence de quelques soies courbes sur les propodites (fig. 8, C).

Les P 4 (fig. 9, C) ne présentent pas de déformation au niveau de la râpe, à la différence de ce qu'on observe chez *nordica*. Le nombre de „rübenartige Stacheln" est assez faible: 7 à 10.

Les derniers péréiopodes (fig. 10, C) de *massiliensis* sont grêles et paraissent ainsi relativement très longs; leurs basipodites sont arqués. Si l'on excepte la présence d'épines bifurquées sur les carpopodites, il n'existe aucune ornementation particulière sur les autres articles.

En dehors des caractères sexuels secondaires, particuliers aux mâles, deux particularités, communes aux deux sexes, permettent de distinguer *massiliensis* des deux autres formes de *J. nordmanni*:

— le labre de *massiliensis* comporte un processus frontal cordiforme proéminent (fig. 1, C et 2, A₁);

— l'ornementation marginale du corps est constituée de soies courtes, toutes d'égale longueur (fig. 1, C; fig. 4, A₃ et B₃; et fig. 2, A₁).

Ces caractères sont déjà présents au premier stade post-marsupial. Notons enfin que l'aplatissement dorso-ventral et l'élargissement postérieur du corps semblent moins prononcés chez *massiliensis* que chez *J. n. nordmanni* et *J. n. nordica*, ce qui confère, en particulier, aux mâles, une allure plus élancée.

2. Préférences écologiques et distribution géographique.

L'espèce *J. n. massiliensis* semble plus inféodée au milieu marin que les deux précédentes. Les populations observées ont en effet été trouvées sous des pierres constamment immergées dans l'eau de mer, à des profondeurs variant entre 10 et 40 cm suivant les localités, à l'exception d'une seule, abritée dans une grotte (Cap d'Antibes) et située à un niveau un peu plus élevé.

Sur nos côtes méditerranéennes, en dehors des stations d'Endoume et du Cap d'Antibes, j'ai récolté *J. n. massiliensis* à Banyuls-sur-mer (à proximité du Laboratoire Arago, à Peyrefitte, au Troc), ainsi qu'en Corse (Ile Rousse). *J. nordmanni* avait d'ailleurs été signalée par Marion dans la région de Marseille dès 1883, mais n'y avait jamais été étudiée de façon précise.

3. Remarques au sujet de *Jaera petiti* Schulz, 1953.

En 1953, E. Schulz a créé, pour des Asellotes recueillis aux environs de Banyuls, l'espèce nouvelle *Jaera petiti*. Durant un séjour à Banyuls, en octobre 1957, j'ai vainement cherché cette espèce, bien que des indications précises sur la localité type m'aient été données au Laboratoire Arago²⁾. Dans la station même où Schulz avait découvert *J. petiti* (Le Troc), je n'ai recueilli que des *J. n. massiliensis*.

Ces faits seraient tout à fait insuffisants pour étayer l'hypothèse que *J. petiti* et *J. n. massiliensis* ne forment qu'une seule et même espèce si la description même de Schulz n'obligeait à quelques réserves.

En effet, si Schulz, dans son texte, parle des appendices de mâles adultes, ses dessins ne concernent que des prémâles (Pl II, pléotelson, P 1 et P 4). Le préopercule de *J. petiti* semble lui aussi avoir été dessiné d'après un individu immature. Cependant, si la forme générale, l'absence d'épines latérales et de mucrons terminaux correspondent bien à un préopercule de prémâle (fig. 5, A et B), l'abondance de la garniture sétigère indiquée par la figure reste assez troublante.

Il semble donc probable que *J. petiti* ne représente que la forme immature de *J. n. massiliensis*. Il est cependant impossible, tant qu'un nouvel examen des exemplaires récoltés par Schulz n'aura pas été effectué, d'affirmer cette identité.

III. RÉSUMÉ DES PRINCIPALES DIFFÉRENCES ENTRE LES TROIS FORMES DE *Jaera nordmanni*

1. Différences morphologiques.

Les principaux caractères distinctifs des trois espèces de *J. nordmanni* sont fournis par les variants sexuels mâles. Parmi ces derniers, l'orientation des épines latérales des préopercules ou le développement des mucrons terminaux de ces préopercules présentent un intérêt essentiel, en permettant une détermination rapide et sûre. Les variations d'ornementation des péréopodes sont d'une utilisation taxinomique plus délicate.

Il est impossible de séparer morphologiquement les femelles de *J. n. nordmanni* de celles de *J. n. nordica*; cependant, quelques particularités communes aux deux sexes caractérisent la forme *massiliensis*.

Je résumerai ci-dessous les principaux caractères de détermination des *J. nordmanni* actuellement connues.

A. Clef de détermination des *J. nordmanni* mâles.

- a. Epines latérales du préopercule, chez les ♂♂, recourbées vers l'intérieur: *J. n. nordmanni*
- b. Epines latérales du préopercule, chez les ♂♂, recourbées vers l'extérieur:
 - b1. mucrons terminaux bien développés: *J. n. nordica*
 - b2. mucrons terminaux peu développés: *J. n. massiliensis*

B. Clef de détermination partielle des *J. nordmanni* femelles.

²⁾ Je tiens à remercier Monsieur le Professeur Petit, Directeur du Laboratoire Arago, pour son accueil bienveillant et M. Delamare Debouteville pour les précisions qu'il m'a données sur la faune d'Isopodes de la région de Banyuls. Je ne saurais oublier M. Galangau, marin de la station, pour les indications précieuses qu'il m'a données.

- a. Frange marginale de soies, autour du corps, composée de grandes et de petites soies, en alternance; processus frontal triangulaire: *J. n. nordmanni* et *J. n. nordica*
- b. Frange marginale de soies, autour du corps, composée de soies courtes, d'égale longueur; processus frontal cordiforme: *J. n. massiliensis*

2. Différences écologiques et géographiques.

J. n. nordmanni et *J. n. nordica* occupent des milieux naturels de salinité variable et sont sûrement très euryhalines. *J. n. massiliensis* semble au contraire adaptée à des conditions purement marines. Au Laboratoire, les différentes *J. nordmanni* ont été élevées pendant deux ans dans des conditions communes (eau de mer) sans paraître en souffrir et présenter la moindre modification morphologique, exception faite d'un accroissement de taille pour certaines populations.

Les aires de répartition des différentes *J. nordmanni* sont partiellement distinctes: les *nordmanni* typiques et les *massiliensis* sont établies entre le 30° et le 45° parallèles, les *nordica* occupant les côtes européennes au nord de ce dernier parallèle.

IV. ESSAIS D'HYBRIDATION ENTRE LES TROIS FORMES DE *J. nordmanni*

De nombreux essais d'hybridation ont été tentés entre les trois formes de *J. nordmanni*: tous se sont révélés infructueux en ce sens qu'aucun hybride n'a été obtenu.

Les résultats ne sont cependant pas également négatifs, car des tentatives d'accouplement ont été observées entre certains types de croisements alors que, dans d'autres cas, l'indifférence sexuelle s'est avérée totale entre les conjoints de deux espèces mis en présence. C'est ainsi que sur 60 essais de croisement effectués entre des ♀♀ *J. n. nordmanni* et des ♂♂ *J. n. nordica*, 21 tentatives d'accouplement ont eu lieu; sur 36 croisements réciproques, 8 tentatives d'accouplement ont été observées. Au contraire, sur les 28 essais de croisements entre des ♀♀ *J. n. nordica* et des ♂♂ *J. n. massiliensis*, sur les 34 croisements réciproques, ainsi que sur les 12 croisements entre des ♀♀ *J. n. nordmanni* et des ♂♂ *J. n. massiliensis*, aucune tentative d'accouplement n'a pu être observée.

Ces résultats expérimentaux concordent avec les données morphologiques pour montrer que les intervalles taxinomiques qui séparent les *J. nordmanni* ne sont pas équivalents, la parenté de *nordmanni nordmanni* avec *nordmanni nordica* étant plus étroite que celle de *nordmanni nordmanni* ou de *nordmanni nordica* avec *nordmanni massiliensis*; ils semblent indiquer que, dans l'histoire évolutive des *J. nordmanni*, les deux formes méditerranéennes actuelles se sont différenciées tout d'abord, l'une d'elles (*nordmanni nordmanni*) ayant ensuite, par isolement géographique, donné naissance à *nordmanni nordica*. Mais ils établissent avant tout que les trois formes de *J. nordmanni* connues jusqu'ici sont toutes, malgré des différences certaines de comportement, rigoureusement inter-stériles; chacune d'elles constitue une unité génétique parfaitement isolée des unités les plus voisines et doit donc être considérée comme une espèce complètement individualisée.

Cependant, les dissemblances morphologiques que présentent les trois espèces

nordmanni, *nordica* et *massiliensis* sont si minimes, que la très étroite parenté de ces trois formes ne saurait faire de doute: les trois espèces apparaissent comme autant de simples variantes d'une *J. nordmanni* ancestrale commune. Il est donc logique de les laisser réunies, comme avant leur distinction systématique, mais à l'intérieur d'un complexe *J. nordmanni*, auquel on doit nécessairement conférer la valeur de super-espèce³⁾.

Le problème des affinités des *J. nordmanni* avec *J. italica* et surtout avec *J. schellenbergi* Kesselyák mériterait également une étude attentive; je ne pourrai cependant l'aborder que dans la mesure où j'obtiendrai des exemplaires vivants de ces dernières espèces.

A l'intérieur du genre *Jaera*, *J. nordmanni* constitue la deuxième super-espèce actuellement connue, la précédente étant *J. marina*. L'isolement sexuel absolu des différentes *J. nordmanni* contraste cependant avec celui, beaucoup moins rigoureux, des *J. marina*, d'une manière d'autant plus remarquable que les trois espèces *nordmanni*, *nordica* et *massiliensis* sont morphologiquement beaucoup plus semblables entre elles que les diverses *J. marina*.

SUMMARY

Jaera nordmanni (Rathke), hitherto regarded as a widely distributed monotypic species, actually includes three distinct forms, each with a precise geographical distribution.

Because of their genetic isolation these three forms should be given specific rank, but because of their extreme similarity they must be grouped as a super-species.

Within this complex the taxonomic intervals are not equivalents; *J. n. nordmanni* is more closely related to *J. n. nordica* than is either *J. n. nordmanni* or *J. n. nordica* to *J. n. massiliensis*.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ARCANGELI, A., 1934. Il genere *Jaera* Leach nel Mediterraneo e la convivenza occasionale di *Jaera hopeana* Costa con *Sphaeroma serratum* (Fabr.). Boll. Mus. Zool. Torino **44**: 273-292.
- BATE, C. S., & J. O. WESTWOOD, 1868. A history of the British sessile-eyed Crustacea, **2**: 317-322. London.
- BEDDARD, F. E., 1886. Report on the Isopoda. Report of the scientific results of the voyage of H. M. S. Challenger during the years 1873-1876, **17** (2): 18-19.
- BIRSTEIN, J. A., 1951. Crustacea-Asellota. Faune de l'U.R.S.S., **7** (5): 131-137.
- BOCQUET, C., 1953. Recherches sur le polymorphisme naturel des *Jaera marina* (Fabr.) (Isopodes Asellotes). Arch. Zool. exp. gén. **90**: 187-450.
- BONNIER, J., 1887. Catalogue des Crustacés Malacostracés recueillis dans la baie de Concarneau. Bull. sci. France Nord (2) **10**: 361-422.
- CARUS, J. V., 1885. Prodomus faunae Mediterraneae, **1**: 450-451. Stuttgart.
- CHICHKOFF, G., 1912. Contribution à l'étude de la faune de la Mer Noire. Arch. Zool. exp. gén. (5) **10** (Notes et Revue): 29-39.
- COSTA, A., 1853. Genere *Jaera*: *Jaera* Leach. In: O. G. COSTA, Fauna del Regno di Napoli, Crostacei-Isopodi (**83**): 1-4. Naples.
- , 1867. Saggio della collezione di Crostacei del Mediterraneo, del Museo Zoologico della Università di Napoli spedita alla esposizione di Parigi del 1867. Ann. Mus. Zool. Univ. Napoli, **4**: 38-46.

³⁾ Il convient de signaler cependant la difficulté, pour le moment inéluctable, qui résulte de l'emploi d'une nomenclature trinominale pour désigner, non pas seulement des sous-espèces d'une même espèce, mais aussi les espèces d'une même super-espèce.

- DOLLFUS, A., 1889. Description d'un Isopode fluviatile du genre *Iaera* provenant de l'île de Florès (Açores). Bull. Soc. Zool. France, **14**: 133-134.
- FORSMAN, B., 1944. Beobachtungen über *Iaera albifrons* Leach an der schwedischen West Küste. Ark. f. Zool., **35** A (11): 1-33.
- , 1949. Weitere Studien über die Rassen von *Iaera albifrons* Leach. Zool. Bidr. Uppsala, **27**: 451-463.
- KESSELYÁK, A., 1938. Die Arten der Gattung *Iaera* Leach (Isopoda Asellota). Zool. Jahrb. Abt. Syst. Oekol. Geogr. Tiere, **71**: 219-252.
- KOEHLER, R., 1885. Recherches sur la Fauna Marine des Iles Anglo-Normandes. Bull. Soc. Nancy, (2) **8** (19): 100-126.
- LEMERCIER, A., 1958. Sur l'existence d'un complexe *Iaera nordmanni* (Rathke) (Isopode Asellote). C. R. Acad. Sci. Paris, **246**: 3687-3690.
- MCCARTAN, L. & D. J. SLINN, 1953. The effect of a freshwater stream on the ecology of a rocky shore at Carnalea, Co. Down. Irish Nat. Journ., **11**: 70-76.
- MARCUSEN, J., 1867. Zur Fauna des Schwarzen Meeres. Vorläufige Mittheilung. Arch. f. Naturgesch. **33** (1): 357-363.
- MARGALEF, R., 1952. Une *Iaera* dans les eaux douces des Baléares, *Iaera balearica* nov. sp. (Isopoda Asellota). Hydrobiologia, **4**: 209-213.
- MARION, A. F., 1883. Esquisse d'une topographie zoologique du golfe de Marseille. Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille, (Zoologie) **1** (1): 1-108.
- MEINERT, F., 1893. Crustacea Malacostraca. Det Videnskabelige Udbytte af Kanonbaaden „Hauchs" Togter: 192-193.
- MILNE EDWARDS, H., 1840. Histoire naturelle des Crustacés, **3**: 147-150. Paris.
- MONOD, Th., 1923. Prodrome d'une faune des Tanaidacea et des Isopoda (excl. Epicaridea) des côtes de France (excl. Méditerranée). Ann. Soc. Sci. Nat. La Rochelle, **37**: 19-124.
- , 1925. Tanaidacées et Isopodes aquatiques de l'Afrique occidentale et septentrionale. Bull. Soc. Sci. Nat. Maroc, **5** (6): 233-247.
- NAYLOR, E. & D. J. SLINN, 1958. Observations on the ecology of some brackish water organisms in pools at Scarlett Point, Isle of Man. Journ. Anim. Ecol., **27**: 15-25.
- NORMAN, A. M., 1907. Notes on the Crustacea of the Channel Islands. Ann. Mag. Nat. Hist., (7) **20**: 363.
- NORMAN, A. M. & Th. SCOTT, 1906. The Crustacea of Devon and Cornwall: 48-49. London.
- RATHKE, H., 1837. Beitrag zur Fauna der Krym. Mém. Acad. Imp. Sci. St. Petersburg, **3**: 388-390.
- RENAUD, O., 1958. Note sur la morphologie et le développement de *Iaera nordmanni* (Rathke) (Isopode-Asellote). Arch. Zool. exp. gén., **96** (Notes et Revue): 63-70.
- ROSSI, C., 1906. Sulla convivenza di due isopodi del Mediterraneo. Zool. Anz., **30**: 107-109.
- SARS, G. O., 1897. On some additional Crustacea from the Caspian Sea. Ann. Mus. Zool. Acad. Imp. Sci. St. Petersburg., **2**: 298-300, pl. 16.
- , 1897a. An account of the Crustacea of Norway, **2** (5 & 6): 104-105. Bergen.
- SCHULZ, E., 1953. *Iaera petiti* nov. sp., un nouvel isopode de la côte française de la Méditerranée. Vie et Milieu, **4** (1): 59-64.
- SOWINSKY, W. K., 1905. Introduction à l'étude de la faune du bassin Ponto-Aralo-Kaspien sous le point de vue d'une province zoo-géographique indépendante. Mém. Soc. Nat. Kiew, **19**: 110-111.
- STEBBING, T. R. R., 1876. Description of a new species of sessile-eyed Crustacea and other notices. Ann. Mag. nat. Hist. (4) **17**: 73-80, pls. 4, 5.
- , 1893. A history of Crustacea. Recent Malacostraca: 379. London.
- TATTERSALL, W. M., 1905. The marine fauna of the coast of Ireland. Rep. Fish. Ireland Sci. Invest., (1904) (2): 51-52.
- ULJANIN, V., 1872. Materialia ad faunam Maris Nigris. Invest. Soc. Imp. Amat. Sci. Nat., Moscou, **9** (1): 112.
- VALKANOV, A., 1938. Uebersicht der europäischen Vertretern der Gattung *Iaera* Leach 1813 (Isopoda Genuina). Annuaire Univ. Sofia Phys. Math., **34** (3, Sci. Nat.): 53-78.
- WALKER, A. O. & J. HORNEILL, 1896. Report on the Schizopoda, Cumacea, Isopoda and Amphipoda of the Channel Islands. Journ. Mar. Zool. Micr., **2** (7): 49-55.

NOTES ON EPICARIDEA

BY

JAN H. STOCK

(Zoölogisch Museum, Amsterdam, Netherlands)

It is my intention to publish under this title occasional short notes on Epicaridea, which came more or less incidentally into my hands during my work on parasitic copepods. So many vials have been accumulated during recent years that it seems worth while to work them out.

The first results are published below as notes 1 and 2.

1. A REMARKABLE CASE OF PARASITIC CONVERGENCE IN *Pleurocrypta* AND *Pseudione* (FIGS. 1 & 2).

A fairly high percentage of the specimens of *Porcellana longicornis* (L.), a common crab-like Anomuran in the Roscoff region, is infested with the bopyrid

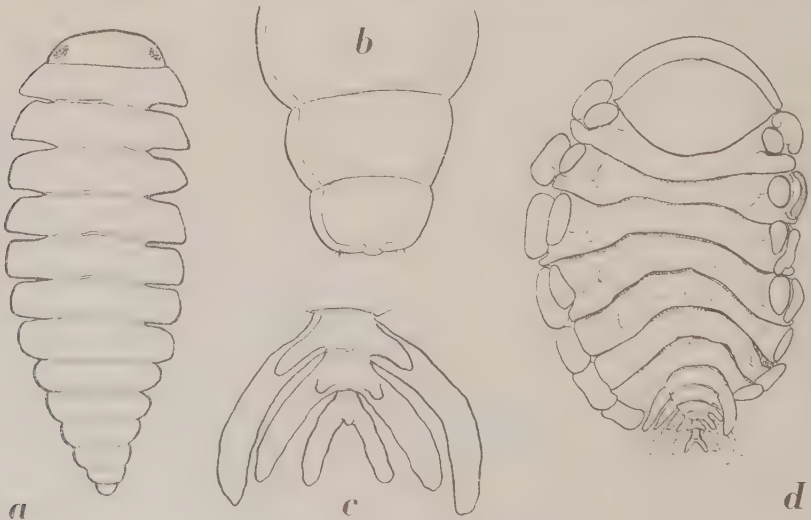


Fig. 1. *Pseudione convergens* n.sp. a, ♂ in dorsal view; b, terminal part of ♂ abdomen; c, terminal part of ♀ abdomen; d, ♀ in dorsal view.

isopod *Pleurocrypta porcellanae* Hesse. This isopod has been illustrated carefully by Bonnier (1900) in his famous monograph, and has been found again re-

peatedly by several authors. Like all members of its genus, *Pleurocrypta porcellanae* has an unsegmented abdomen (i.e. all abdominal segments are fused) in the male sex. However, sometimes a female bopyrid is found on *Porcellana* which bears a quite different type of male. Although these females are indistinguishable from those of *Pleurocrypta porcellanae*, the accompanying male has a completely segmented abdomen, a character that points to relationship with another bopyrid genus, viz. *Pseudione*.

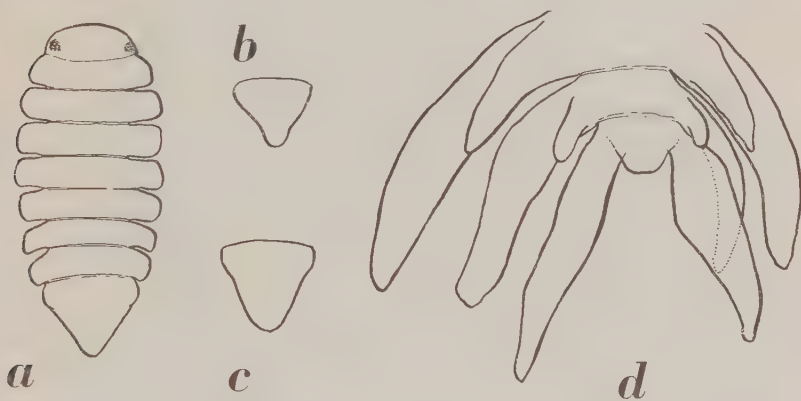


Fig. 2. *Pleurocrypta porcellanae* Hesse. a, ♂ in dorsal view; b and c, shape of abdomen in two other males; d, terminal part of ♀ abdomen.

There is only one reference, as far as I know, to this case in literature. W. M. Tattersall (1912) records that he has seen both types of males: the *Pseudione*-type at Blacksod Bay (Clare Island), the *Pleurocrypta*-type at Port Erin (Isle of Man). He concludes, correctly I think, that "these specimens from Blacksod Bay represent an undescribed species". A description of this species was never published.

Before describing this new *Pseudione* from material collected at Roscoff, I wish to point out the unusual degree of morphological similarity that exists between the females of *Pleurocrypta porcellanae* Hesse and of *Pseudione convergens* n. sp.

It must be admitted that generic distinction in bopyrids is based relatively often on characters of the male sex only. In the case of *Pseudione* and *Pleurocrypta* the main distinguishing feature is no doubt the abdominal segmentation in the male. But most authors agree that the females of the two genera can be distinguished by the coxal plates, which are much fuller developed in *Pleurocrypta*. Moreover, females of two different *species* (no matter whether they belong to one genus or to different genera) show as a rule the usual specific differences.

The two females of *Pseudione convergens* at my disposal are in practically every detail identical with my specimens of *Pleurocrypta porcellanae*. There are apparently no differences, neither generic nor specific, obvious in the female sex.

It is true that the female uropods of *Ps. convergens* are somewhat shorter than in typical specimens of *Pl. porcellanae*. But on the other hand, the length of the uropods and of the other abdominal appendages is so variable that the short uropods shown by the two females of *Ps. convergens* fall completely within the variation range of the 30 specimens of *Pl. porcellanae* that I examined for this purpose.

Apparently, the females of these two different species (belonging to two different genera) of bopyrids, parasitic on the same host species, have undergone convergent evolution to such an extent that they are indistinguishable morphologically.

Description of Pseudione convergens n. sp.

Material: 2 ♀♀ (length 2.2 and 3.1 mm respectively) with corresponding ♂♂ (length 1.2 mm). Chenal de l'Ile Verte, Roscoff (France), tidal zone. Nov. 5, 1955 (the smaller ♀) and Aug. 3, 1958 (the larger ♀). On *Porcellana longicornis* (L.), causing marked swellings of the host's carapax. The types are in the Zoological Museum, Amsterdam, Cat. nr. Is. 105.050-051.

Morphological notes: The female (fig. 1d) is very similar to *Pleurocrypta porcellanae*. The only difference from the illustration of Bonnier (1900) of the latter species is to be found in the length of the uropods. They are shorter than the 5th pleopods in *Ps. convergens* (fig. 1c), longer than the 5th pleopods in Bonnier's figure of *Pl. porcellanae*. In my material of *Pl. porcellanae* I found several specimens having uropods and pleopods in agreement with Bonnier's figures but several others have shorter uropods, shorter pleopods, shorter abdominal lateral plates, or combinations of these features. Consequently, the short uropods shown by the type specimens of *Ps. convergens* fall well within the variation range of *Pl. porcellanae*.

The male has a completely segmented abdomen (fig. 1a, b). The eyes are distinct. The body is somewhat pigmented. The pleotelson is nearly semi-circular in shape. There are no well-defined uropods or pleopods. Its size (1.2 mm) is considerably larger than that of the ♂ of *Pl. porcellanae*, which ranges from 0.7 to 0.9 mm (fig. 2).

2. A NEW SPECIES OF *Apocepon* FROM SINGAPORE (PL. I & FIG. 3.)

Host. A considerable swelling in the carapace of a specimen of the crab *Leucosia craniolaris* (Herbst) (Pl. I) pointed to the presence of a parasitic organism which, when isolated, proved to belong to an undescribed species of the genus *Apocepon* Nierstrasz & Brender à Brandis. I propose to call this new species, from the structure of its abdominal appendages, *Apocepon digitatum* n. sp.

Material: 1♀, with accompanying ♂, on *Leucosia craniolaris* (host identified by the late Prof. J. E. W. Ihle). Siglap, Singapore. May 1935. Types in the Zoological Museum Amsterdam, Cat. nr. Is. 105.049.

Descriptive notes: ♀, length (without uropods) 8.8 mm, width 5.9 mm (fig. 3a). The body is hardly asymmetrical, but the lateral plates of abdomen and uropods are much larger on the right than on the left side. There are seven thoracic

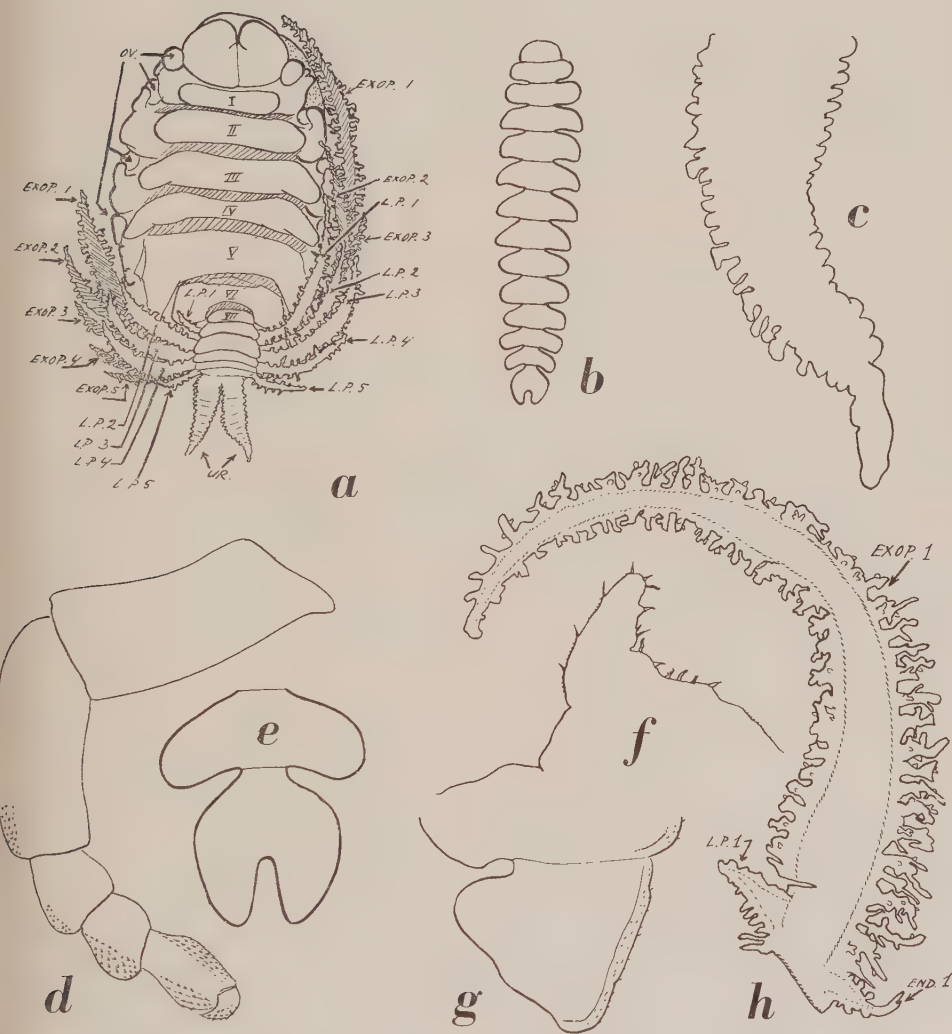


Fig. 3. *Apocepon digitatum* n. sp. a, ♀ in dorsal view; b, ♂ in dorsal view; c, ♀ uropod; d, 7th leg of ♀; e, terminal part of ♂ abdomen; f, ♀ maxilliped; g, first oostegite of female; h, left appendages of first pleon segment of ♀.

segments (I to VII in fig. 3a). Ovarian bosses (OV) present on segments I to IV. Lateral margin of the "posterior lateral parts" of thorax segments II and III notched. Lateral plates (L.P. 1—L.P. 5) of abdominal segments 1 to 5 directed

anteriorly. The right L.P. 1 reaches to thorax segment III, the left one merely to thorax segment VI. The left L.P. 2, 3, and 4 are much longer, although still shorter than the corresponding right ones. L.P. 5 is about half as long as L.P. 4. The pleopods are biramous, but the endopod is strongly reduced. The exopods, especially on the right side, are very long, exopod 1 (EXOP. 1) reaching on the right side to the front of the head, on the left side to the "posterior lateral part" of thorax segment III. The pleopods, like the lateral plates of the abdomen, are directed anteriorly. The pleopodal endopods (END) are reduced. The abdominal lateral plates and the pleopods bear very numerous, complexly built (branched, tuberculated) digitations on their margins. The uropods (UR) are directed posteriorly, uniramous, rather broad, with simple tuberculations on the lateral margins.

♂, length 3.4 mm, width 0.8 mm (fig. 3b). Eyes absent. Trunk completely segmented, with 7 thoracic and 6 free urosome segments. Last urosome segment U-shaped. Pleopods and uropods absent.

Remarks: This species differs from *A. pulcher* Nierstrasz & Brender à Brandis (1930) (cf. also Shiino, 1934 and 1958) in the notched "posterior lateral parts" of thorax segments II and III in ♀. The chief difference between *pulcher* and *digitatum* is found in the armature of the margins of the abdominal lateral plates and of the pleopods. In *pulcher* the pleopodal exopod and the lateral plate bear simple tubercles, whereas the endopod is smooth. In *digitatum*, the exopod and lateral plate bear ramified, complex digitations, whereas the endopod is tuberculated.

The male of *pulcher* is described as having a V-shaped pleotelson; in *digitatum* it is U-shaped.

RÉSUMÉ

Dans la présente série de notes nous traiterons du matériel d'épicarides, d'origines variées, accumulé depuis plusieurs années dans nos collections.

Dans la première note nous donnons la description de *Pseudione convergens* n. sp., parasite de *Porcellana longicornis* (L.) des côtes de la Manche. La femelle de la nouvelle espèce montre une ressemblance très prononcée avec un autre épicaride parasite du même hôte, *Pleurocrypta porcellanæ* Hesse. Tout d'abord, aucun caractère des femelles des deux espèces ne semble être distinctif. Au contraire, les mâles sont très différents, non seulement au niveau spécifique, mais même générique. Nous considérons ce cas comme un bon exemple de convergence morphologique sous l'influence de la vie parasitaire sur un hôte commun.

La deuxième note donne une description d'une nouvelle espèce d'Apocepon, *A. digitatum* n. sp., parasite de *Leucosia craniolaris* (Herbst) de Singapour. Les appendices abdominaux digités et ramifiés de l'espèce nouvelle sont caractéristiques.

LITERATURE CITED

- BONNIER, J., 1900. Contribution à l'étude des Épicarides. Les Bopyridae. Trav. Stat. Zool. Wime-reux, **8**: 1-475.
- NIERSTRASZ, H. F. & G. A. BENDER à BRANDIS, 1930. Three new genera and five new species of parasitic Copepoda. Proc. U.S. Nat. Mus. **77** (2832): 1-9.
- SHINO, S. M., 1934. Bopyrids from Tanabe Bay II. Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ., (B) **9** (4): 257-287.
- , 1958. Note on the bopyrid fauna of Japan. Rep. Fac. Fish. Pref. Univ. Mie, **3** (1): 29-73.
- TATTERSALL, W. M., 1912. Clare Island Survey 43. Marine Isopoda and Tanaidacea. Proc. Roy. Irish Ac., **31** (2): 1-6.

Received for publication: August 1, 1959

SUR UN PHÉNOTYPE NOUVEAU, *MARMORATUM*,
DE L'ESPÈCE *SPHAEROMA SERRATUM* (FABRICIUS),
DES CÔTES OCCIDENTALES D'AFRIQUE

PAR

CHARLES BOCQUET

(Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences, Caen)

D'un voyage effectué en 1957 à Madère, aux Canaries et au Maroc, dans le but d'y poursuivre les investigations entreprises depuis 1950 (Bocquet, Lévi, Teissier, 1950a) sur les populations naturelles de *Sphaeroma serratum* (F.), H. Hoestlandt, à qui je tiens à exprimer mes remerciements les plus sincères, a eu l'obligeance de me rapporter vivants trois individus femelles, appartenant à un phénotype de structure nouveau pour l'espèce. Ce phénotype, que j'appellerai *marmoratum*, vient s'ajouter aux onze phénotypes principaux actuellement décrits et étudiés d'un point de vue génétique (Bocquet, Lévi, Teissier, 1950, 1951; Bocquet, Hoestlandt, 1959). Il n'a jamais été vu sur les côtes occidentales d'Europe (voir dans l'index bibliographique l'énumération des régions prospectées jusqu'ici) et semble très rare sur les côtes africaines mêmes.

Sous leur aspect typique, réalisé chez les femelles, les *marmoratum* présentent une opposition très franche entre des territoires, répartis suivant un dessin caractéristique, blanc opaque ou pigmentés en brun chocolat assez sombre. Les figures 1 et 2 représentent semi-schématiquement deux variantes du phénotype et précisent ses caractères structuraux:

Région céphalique et 1er segment thoracique libre complètement pigmentés (à l'exception, parfois, de groupes de rares chromatophores blancs dans la partie postérieure de la tête et du 1er segment thoracique libre). Métamères thoraciques libres 2 et 3 blancs, à l'exception de taches marginales brunes auxquelles s'ajoutent éventuellement (fig. 1) des plages médio-dorsales et sub-latérales faiblement pigmentées de brun. 4ème segment thoracique libre soit entièrement brun, soit brun, mais avec, assez latéralement, deux zones blanchâtres. Les trois derniers segments du thorax portent une large bande médiane sombre, parfois tachetée de blanc (les largeurs relatives des bandes correspondant aux 5ème et 6ème segments thoraciques libres étant légèrement variables: comparer les figures 1 et 2). Segments abdominaux antérieurs sombres, sauf au niveau d'une lunule médiane postérieure. Pléotelson blanc, mais bordé sur sa marge postérieure d'une large bande brune qui s'avance en une pointe plus ou moins développée suivant la ligne de symétrie du corps. Uropodes blanchâtres, montrant

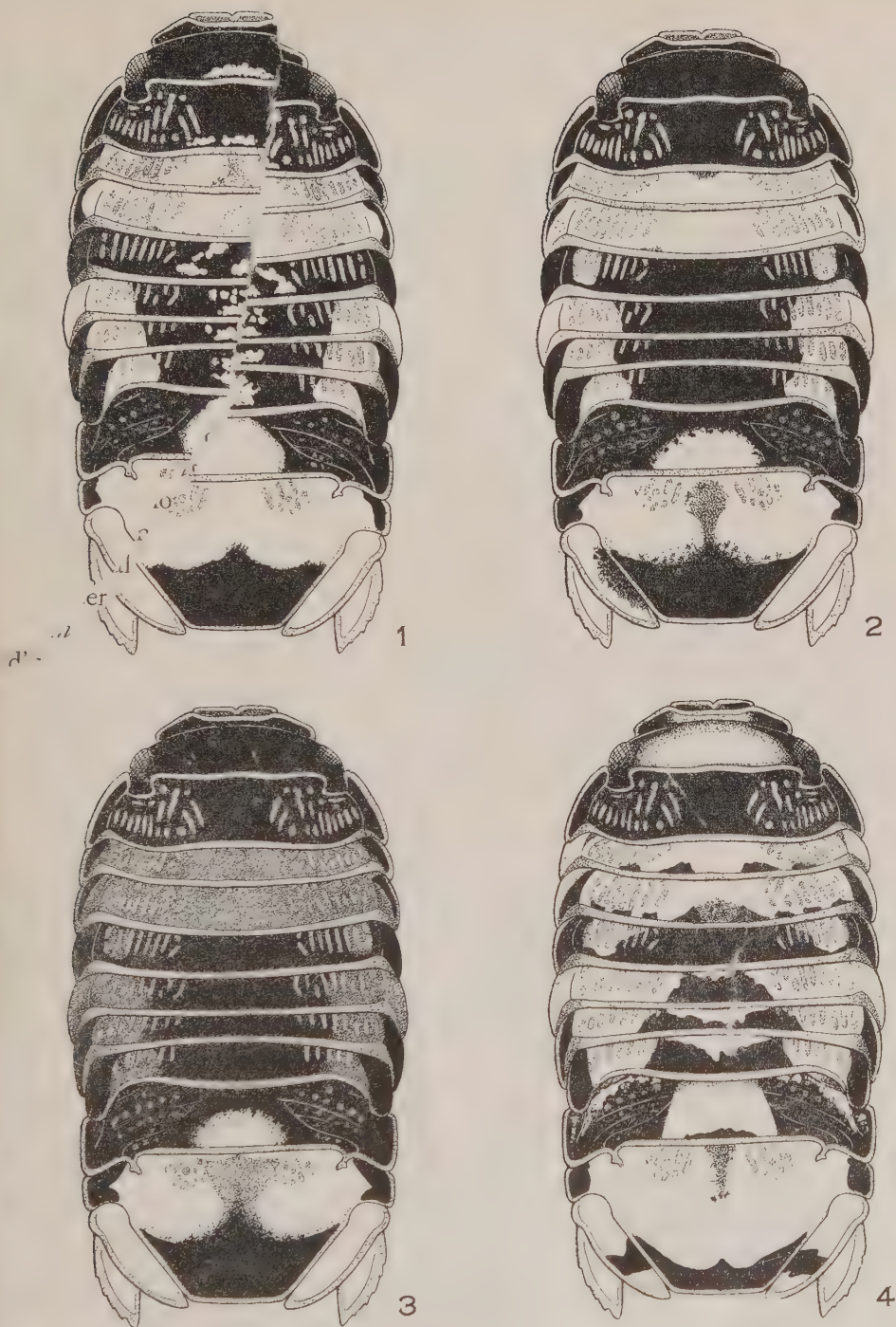


Fig. 1 à 4: *Sphaeroma serratum* (Fabricius).

1 et 2: deux variantes du phénotype *marmoratum*, chez des femelles; 3: phénotype *marmoratum*, mâle; 4: phénotype *ornatum*.

Figures demi-schématiques, les territoires présentant la pigmentation la plus intense pour chaque individu ont été systématiquement ramenés au noir (voir le texte pour les intensités relatives de la pigmentation, différentes chez les *marmoratum* ♀ et ♂, et pour les différences de couleurs de *marmoratum* et d'*ornatum*).

parfois, sur l'endopodite, des chromatophores brunâtres, dont le développement est rarement symétrique.

J'ajouterai que la teinte des territoires pigmentés ¹⁾ n'est pas rigoureusement uniforme; généralement plus claire dans la région antérieure du corps, elle fonce progressivement, suivant une sorte de gradient antéro-postérieur, pour devenir sombre dans la région postérieure, à partir du dernier segment thoracique; au niveau des segments abdominaux antérieurs, elle est également plus foncée, aux abords de la lunule abdominale blanche, où elle devient presque noirâtre; ce dernier caractère est encore repérable chez les adultes, mais apparaît avec une netteté particulière chez les jeunes individus.

Les chromatophores rouge-noirâtre qui sont responsables, à leur état d'extension maximum, des colorations indiquées ci-dessus, peuvent se contracter sous certains éclaircissements et lorsque les animaux sont placés sur certains fonds; les territoires habituellement bruns deviennent alors, surtout au niveau de la tête et du 1er segment thoracique, des plages olivâtres parsemées de taches étoilées rouge brun correspondant aux chromatophores.

Chez les deux mâles adultes que j'ai pu observer jusqu'à présent (fig. 3), le contraste caractéristique que font les régions blanches et brunes des femelles s'estompe considérablement, sauf au niveau du pléotelson. Dans toute la région thoracique en particulier, les plages blanches présentes chez les femelles prennent une couleur brun mauve et paraissent se fondre avec les régions typiquement brunes qui sont ici moins foncées que chez les femelles, au point que leur définition exige un examen attentif.

Par son dessin structural et sa coloration, le phénotype *marmoratum* se rapproche indiscutablement du phénotype *ornatum* (fig. 4), qui a été défini les côtes de Bretagne (Bocquet, Lévi, Teissier, 1951, pp. 252-253) et qui est présent dans la plupart des populations naturelles de *S. serratum*. Les principales différences qui séparent *marmoratum* d'*ornatum* portent:

- a. sur la présence, chez *ornatum*, d'une large tache céphalique blanche;
- b. sur la disposition des petites plages pigmentées des 2ème et 3ème segments thoraciques libres;
- c. sur la pigmentation, plus complète chez *marmoratum*, du 4ème segment thoracique libre;
- d. sur l'importance, beaucoup plus grande chez *marmoratum*, de la bande médiodorsale des trois derniers segments thoraciques;
- e. sur la largeur, relativement considérable chez *marmoratum*, de la bande colorée du pléotelson;
- f. sur la coloration des phénotypes: *ornatum* est typiquement rouge bistre ou

¹⁾ Une aquarelle reproduisant aussi fidèlement que possible le phénotype *marmoratum* dans son dessin structural et ses nuances de pigmentation, a été réalisée. Le prix de revient des planches en couleur est malheureusement trop élevé pour qu'il me soit possible de songer actuellement à sa reproduction.

rouge brun clair, alors que *marmoratum* est nettement plus brun, surtout dans sa moitié postérieure.

Les trois femelles *marmoratum* obtenues initialement ont été mises en élevage dès qu'elles m'ont été rapportées (Octobre 1957) et des tentatives de croisements ont été faites aussitôt avec des mâles *albicans* récoltés sur les côtes du Cotentin. Deux sont mortes, sans descendance, après quelques mois. Mais de la troisième sont nés, en Février 1958, 17 jeunes — portée faible mais normale pour une femelle vivant au Laboratoire depuis plusieurs mois — répartis en 9 *marmoratum* et 8 *albicans*.

Sur les 9 *marmoratum* de F1, 6 ont pu être élevés jusqu'à l'état adulte: quatre étaient femelles, deux mâles. Les mâles ont été croisés, en avril 1959, avec des femelles *albicans*, *discretum* et *ornatum* récoltées dans la nature à l'état sub-ovigères, mais non fécondées: ce dernier procédé permet seul d'obtenir, à partir de parents connus, des descendance nombreuses.

Au total, dix portées issues de femelles *albicans* (A) ou *discretum* (D) ont été observées. Si l'on fait abstraction de l'une d'elles, qui comportait 12 *marmoratum* pour 27 A + D (proportion 1 : 2 qui peut s'expliquer par la présence d'un gène létal lié à *marmoratum*), les neuf autres, composées chacune, pour moitié, de *marmoratum* et d'A + D ont donné:

295 *marmoratum* pour 292 A + D,
chiffres qui correspondent excellentement avec les prévisions mendéliennes.

Aucun *marmoratum* noir ou rouge bistre n'est apparu dans les descendance étudiées.

L'ensemble de ces résultats génétiques conduit à supposer que le phénotype *marmoratum* dépend d'un gène autosomique, déterminant à la fois le dessin particulier et la coloration des *marmoratum*; *albicans*, comme c'est le cas avec les autres types structuraux de *Sphaeroma serratum*, est récessif par rapport à *marmoratum*; le détail des descendance obtenues établit d'autre part l'épistasie du gène responsable du phénotype *marmoratum* sur le gène *discretum*.

Les trois croisements entre *ornatum* et *marmoratum* ont conduit chacun, en quantité statistiquement égales, à quatre types de descendants: des *marmoratum* typiques, des *ornatum* typiques, des A + D normaux, enfin des jeunes réalisant un phénotype intermédiaire entre *marmoratum* et *ornatum*.

L'étude de ces derniers hybrides, qui sont conservés en élevage à la Faculté des Sciences de Caen, me permettra sans doute, dans le courant de l'été 1960, de préciser les relations des gènes *ornatum* et *marmoratum*, et de confirmer ou d'infirmer l'hypothèse d'un allélisme de ces deux facteurs, que suggère la ressemblance des phénotypes qu'ils déterminent.

SUMMARY

A new phenotype, *marmoratum*, of the Isopod *Sphaeroma serratum* (F.), occurring on the coasts of W. Africa, is described. This phenotype, near to the previously described phenotype *ornatum*, is determined by an autosomal gene, dominant to the gene *albicans*, epistatic with the gene *discretum*, and perhaps an allelomorph of the gene *ornatum*.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BOCQUET, C., C. LÉVI & G. TEISSIER, 1950. Déterminisme génétique des types de coloration chez *Sphaeroma serratum* (Isopode Flabellifère). C.R. Acad. Sc., **230**: 871-873.
- , 1950a. Distribution des types de coloration dans quelques populations de *Sphaeroma serratum* des côtes de Bretagne. C.R. Acad. Sc., **230**: 1004-1006.
- , 1951. Recherches sur le polychromatisme de *Sphaeroma serratum*. Arch. Zool. exp. gén. **87**: 245-297.
- BOCQUET, C. & H. HOESTLANDT, 1959. Sur quelques phénotypes de structure nouveaux de *Sphaeroma serratum* (F.), provenant des côtes méridionales de l'Atlantique Nord. Arch. Zool. exp. gén., **98** (Notes et Revue 1): 1-12.
- HOESTLANDT, H. & G. TEISSIER, 1952. Sur le polychromatisme des *Sphaeroma serratum* du littoral Boulonnais. C.R. Acad. Sc., **234**: 667-669.
- HOESTLANDT, H., 1952. Sur le polychromatisme de populations de *Sphaeroma serratum* le long des côtes d'Irlande. C.R. Acad. Sc., **235**: 1052-1054.
- , 1954. Recherches complémentaires sur le polychromatisme de populations de *Sphaeroma serratum* le long des côtes d'Irlande. C.R. Acad. Sc., **238**: 2360-2362.
- , 1955. Etude de populations de *Sphaeroma serratum* le long du littoral de la Grande-Bretagne. C.R. Acad. Sc., **240**: 916-919.
- , 1956. Examen de populations de *Sphaeroma serratum* sur les côtes de la Péninsule Ibérique. C.R. Acad. Sc., **243**: 1561-1563.
- , 1956a. Etude de populations de *Sphaeroma serratum* sur les côtes de l'archipel des Açores. C.R. Acad. Sc., **243**: 1680-1683.
- , 1957. Aspects phénotypiques de populations de *Sphaeroma serratum* sur les côtes de Madère, des Canaries et du Maroc Atlantique. C. R. Acad. Sc., **245**: 2410-2413.
- , 1958. Répartition des races polychromatiques d'un Isopode marin, *Sphaeroma serratum*, sur les côtes des Iles Atlantiques. Proc. XVth Int. Congress of Zool.: 964-965.
- LEJUEZ, R., 1958. Sur le polychromatisme de *Sphaeroma serratum* (Fabricius) le long du littoral occidental du Cotentin. C.R. Acad. Sc., **247**: 659-661.

ON *PROBLEMACARIS* STEBBING, A RARE CARIDEAN LARVA OF
UNCERTAIN POSITION (Crustacea, Decapoda)

BY

ISABELLA GORDON, D. Sc., Ph. D.
British Museum (Nat. Hist.), London.

INTRODUCTION

In June, 1956 Professor A. C. Hardy, F.R.S. sent me for determination a remarkably spiny Decapod larva collected by "Discovery II" on 11th September, 1954 at Station 3162. Professor Hardy's colour sketch of the living specimen has since been reproduced, much reduced, in his New Naturalist volume (Hardy, 1956, Pl. 16, Fig. 5 facing p. 171). As stated in the legend, this larva at first sight recalls the Acanthosoma stages of various species of Sergestidae although it does not belong to that family.

Dr. Holthuis of the Leiden Museum, then on a visit to the British Museum, and I examined the specimen and we are both of the opinion that it is a Caridean larva although we cannot place it with certainty in any of the Caridean families. Perhaps it belongs to an adult which is as yet unknown. When Dr. Holthuis suggested that it might belong to *Problemacaris* Stebbing I replied that that was unlikely since Gurney (1939, p. 101) had suggested that *Problemacaris* was "possibly a Raninid larva". When I looked up the original description of *Problemacaris spinetum* (Stebbing, 1924, p. 244, Pls. cxxi and cxxii), however, I saw at once that the "Discovery" larva is referable to Stebbing's genus although it may not belong to his species. Stebbing's description is inadequate and, although he dissected a specimen and gave a series of illustrations, he did not depict the whole animal. However, he shows quite clearly that the larva possesses two pairs of chelate peraeopods and it is therefore surprising that Gurney should have placed it even tentatively in the family Raninidae. Since then Aikawa (1941, p. 117, Fig. 1) has described the first larval stage of *Ranina ranina* (L.).

Below a description of this remarkable larva is given in so far as this can be done without dissection. This is only the third known specimen of the genus *Problemacaris* and it would be a pity to damage it. Moreover, it may be the only specimen of the genus now extant.

Problemacaris sp. (Figs. 1-10).

Locality: "Discovery" St. 3162. 11.ix.54. 500-0 m. 48° 03' N, 9° 04' W. TYFB. Time 2035 to 2310 hours. One specimen.

Previously recorded from Table Mountain E. by S. 40 miles, between 300 fms. and the surface. Collected in 1900 by the "Pieter Faure". Two specimens of *Problemacaris spinetum* Stebbing.

ersten Anschauen an die Acanthosoma-Stadien von gewissen Sergesteslarven erinnert, handelt es sich zweifellos um eine Larve der Gruppe der Caridea, mit einem zweiten Paar ungleichen scherentragenden Pereiopoden, die stärker sind als das erste Paar. Die Larve gehört sicher zum Stebbing'schen Larvengenus *Problemacaris*, obwohl sie vielleicht nicht zur Art *P. spinetum* der südafrikanischen Gewässer zu zählen ist. Zur Zeit kann sie noch keiner Caridea-Familie zugeordnet werden, auch nicht versuchsweise. Die zahlreichen langen dornigen Stacheln sind zweifellos ein Larvalmerkmal und könnten sehr wohl bei der nächsten Häutung verloren gehen.

LIST OF WORKS CITED

- AIKAWA, H., 1941. Additional notes on the Brachyuran larvae. Rec. oceanogr. Works Japan., **12**: 117-120.
- GURNEY, R., 1939. Bibliography of the larvae of Decapod Crustacea. Ray Soc. London, **125**: vi + 123. [: 101, *Problemacaris* listed under larval genera attributed to Anomura — see also: 103].
- HARDY, ALISTER C., 1956. The Open Sea — Its Natural History: The World of Plankton. New Naturalist, London. xv + 335, illustrated. [Pl. 16 Fig. 5, facing: 171; : 335].
- STEBBING, T. R. R., 1921. Preliminary account of a proposed new genus and species. Ann. Mag. nat. Hist. (9), **8**: 626.
- , 1924. South African Crustacea, xii. Ann. S. afr. Mus., **19**: 235-247, pls. 1-17 (= Crustacea pls. cxvi-cxxii). Reprint repaginated: 1-14.

TWO NEW SPECIES OF ATYID SHRIMPS FROM SUBTERRANEAN WATERS OF N.W. AUSTRALIA (DECAPODA NATANTIA)

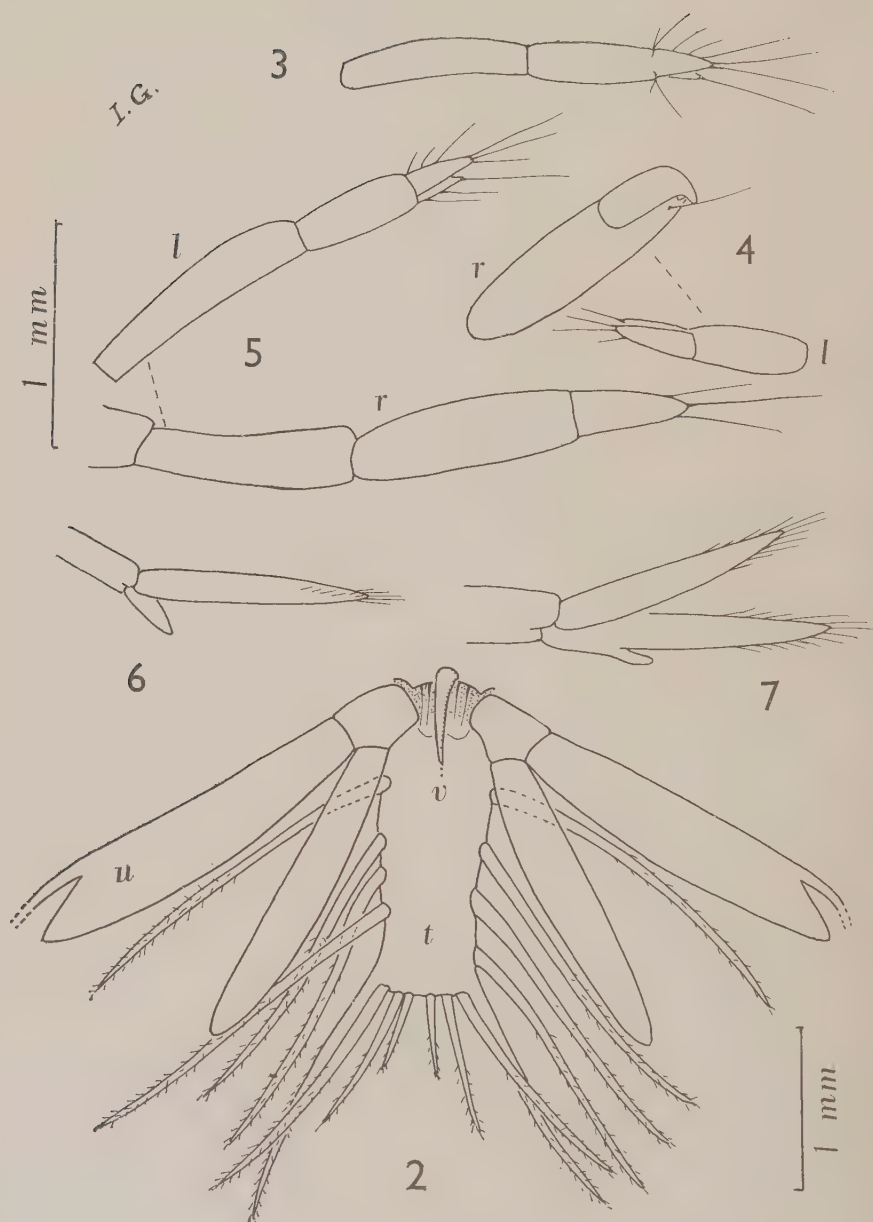
BY

L. B. HOLTHUIS

Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden

The Indo-West Pacific area seems to be very poor in troglobic Decapoda, especially when compared to other regions like the Mediterranean basin and the West Indies. In this area true cavernicolous shrimps have so far been reported only from Madagascar (*Typhlopasta, Parisia*), from Assam, India (*Macrobrachium cavernicola* (Kemp)), and from the Lau Islands, Fiji Archipelago (*Antecaridina*). Not a single species of troglobic Caridea was hitherto known from the Australian continent. Therefore I was greatly interested when Mr. Frank A. McNeill of the Australian Museum, Sydney, informed me that cavernicolous shrimps had been found in a well in N.W. Australia. Mr. McNeill thereupon sent me some specimens for examination, while additional material was later obtained through the kindness of the staff of the Western Australian Museum, Perth. The number of specimens that could be examined amounted to more than one hundred and fifty, which proved to be extremely valuable as only this great number made it possible to show that two species are involved, both of which are unusually variable in characters that in most groups are of specific or even generic importance.

The specimens were collected in two wells in the North-West Cape Peninsula, Western Australia. Most of the material was taken in the Kuddumurra Well, Yardie Creek Station, near Vlamingh Head (on some of the labels this locality was incorrectly named Homestead Well). Other specimens were found in the Milyering Well, some 20 miles S. of Kuddumurra Well. Milyering Well, which lies under a windmill, is bored into coral and limestone. It is from this well that G. P. Whitley obtained the type material of a blind species of Gobioid fish, which he named *Milyeringa veritas* (see Whitley, 1945: 36, 37, fig. 15). The locality has also been described by Whitley (1951: 162) in a popular account of his trip to this region. Whitley (1945, 1951) stated that the water of the well was fresh. This is confirmed by Dr. G. F. Mees who visited both the Milyering and the Kuddumurra Wells in July and August 1959. Dr. Mees took water samples from both wells, which were later analysed. The temperature of the water of Milyering Well was noted by Dr. Mees to be 27° C (= 80-81° F), which is quite high, especially when one takes into account that it was measured in the Australian



Figs. 2-7. *Problemacaris* sp. from "Discovery" St. 3162. Fig. 2. Telson and uropods, in ventral aspect, slightly foreshortened. Fig. 3. Carpus and chela of left first pereopod, in lateral aspect. Fig. 4. Chelae of right and left second pereopods, in ventral aspect, the larger one foreshortened. Fig. 5. Carpus and chela of left and right second pereopods respectively, in lateral aspect. Fig. 6. First pleopod. Fig. 7. Fourth pleopod. l, left; r, right; t, telson; u, uropod; v, ventral spine on posterior margin of sixth abdominal somite. (Fig. 2 only at smaller magnification).

the exopodite bear long setae some of which reach or surpass the tip of the long spinose projection; the outer margin has a few minute spinules and minute setae (Fig. 8).

The antennula is represented, in ventral aspect, in Fig. 9. The long basal segment of the protopodite bears, in addition to the stylocerite, two long spines. One spine arises from the ventral surface, just beyond the middle, the other from the inner distal angle. There are seven long plumose setae on the distal part of the inner margin (bases only indicated in Fig. 9) and six similar setae on the inner margin of the second segment. The principal flagellum is distinctly segmented and bears tufts of long setae; the slender subsidiary flagellum has five segments. The right antenna is represented, in ventral aspect, in the lower Fig. 10; the segmentation of the flagellum is rather indistinct. The large scale, or scaphocerite, is about four times as long as wide and armed with a total of thirteen spines. The subapical spine is bifurcate, then follows a marginal series of six simple spines, with a seventh submarginal spine. On the ventral surface, proximal to the seventh simple spine, is an arc of five simple spines, four of which have been omitted. In the upper Fig. 10, the left scaphocerite is represented from a somewhat different angle so that all the spines could be inserted. The apex of the scale, beyond the bifurcate spine, and the distal two-thirds of the inner margin is fringed with long setae (omitted in the figures).

The eyes are large; the stalk, the distal segment of which expands distally from its narrow base, is laterally compressed, and rather narrower than the terminal oval corneal region (Fig. 1).

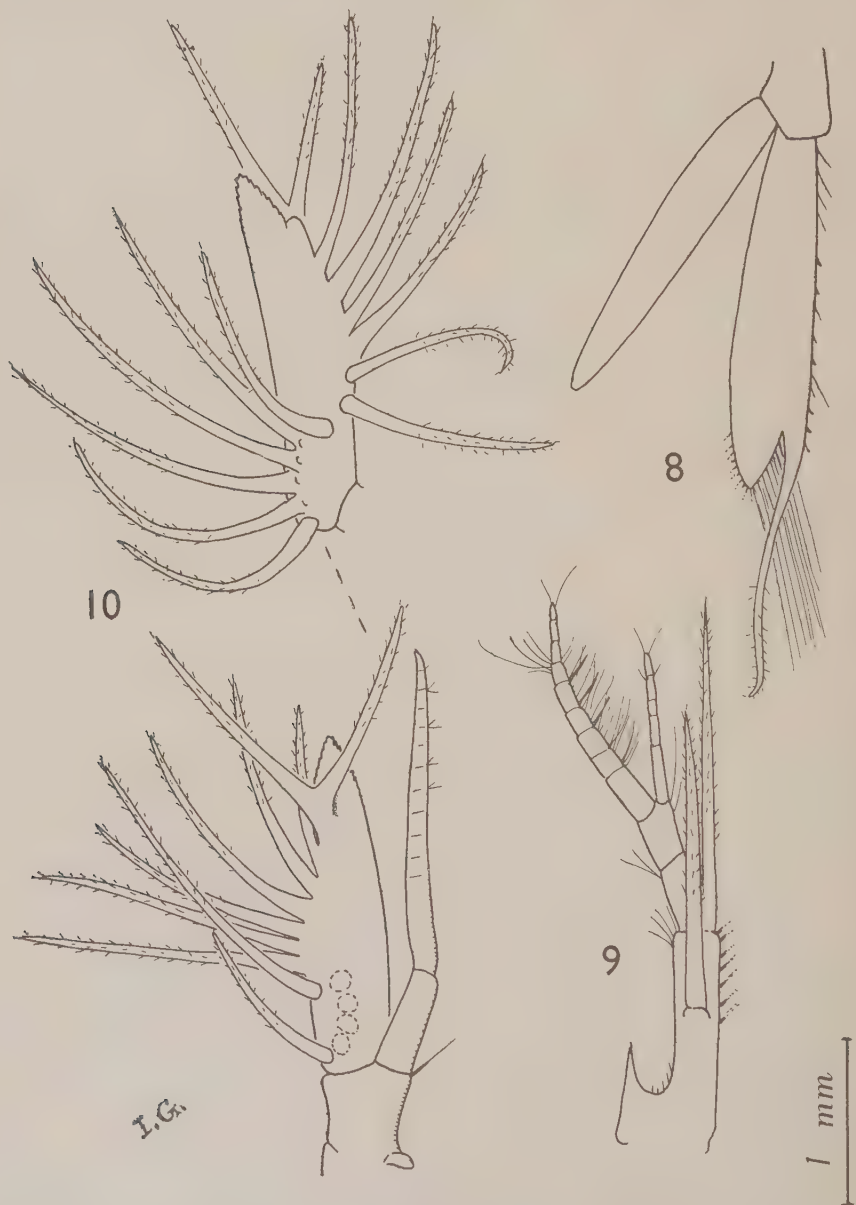
The mouthparts cannot be examined in detail without dissection. But Stebbing has figured all the mouthparts of *Problemacaris spinetum* (Stebbing, 1924, Pls. cxxi and cxxii, or 6 and 7 of vol. 19).

Peraeopods. All five pairs are well developed and possess long exopodites. The first pair are slender, equal and chelate; the carpus and chela of the left appendage are represented in Fig. 3. The second peraeopods are more robust than the first and are, moreover, unequal, the right being the larger (Figs. 4 and 5). The difference in actual length is not great — in Fig. 4 the right and left chelae are drawn, in ventral aspect, in their natural positions, the right one rather foreshortened. But the relative lengths of the distal segments differ. The right peraeopod is stouter than the left and has the carpus equal to the palm, instead of longer than the entire chela (Fig. 5, r and l). Doubtless the adult will also have the second peraeopods asymmetrical and more robust than the first pair. The endopodites of the three posterior pairs of peraeopods are somewhat more slender than the one figured by Stebbing (1924, Pl. 7 or cxxii, prp 3).

The pleopods are slender and well formed. In the first pair the endopodite is very short (Fig. 6); in the following four pairs the endopodite is almost, or quite, as long as the exopodite and there is a distinct appendix interna on the inner margin, a considerable distance from the base (Fig. 7).

Remarks. As far as one can judge from Stebbing's brief description and figures,

the "Discovery" larva differs from the type specimens of *Problemacaris spinetum* in several respects: (1). The rostrum is longer and bears five, instead of four, spines; the dorsal hump has three, not two spines. (2). The posterolateral spine on the carapace is distinct though smaller than the other spines; Stebbing men-



Figs. 8-10. *Problemacaris* sp. from "Discovery" St. 3162. Fig. 8. Uropod, omitting most of the plumose marginal setae on exopodite and all those on endopodite. Fig. 9. Right antennula, in ventral aspect. Fig. 10. Lower sketch, right antenna in ventral aspect, omitting four long spines; upper sketch, left scaphocerite, to show full number of spines.

tions and figures "a small distal tooth" (p. 244 and Pl. 6 or cxxi, Figs. car. d and car. l.); nor does he refer to the crescent of spines and spinules (in front of the posterolateral spine) although in the "Discovery" specimen it is conspicuous in dorsal, as well as in lateral, aspects (Fig. 1) (4). Stebbing is not explicit about the "rather baffling" number of spines on the abdomen; he refers to eighteen spines on the lower part of one somite and a full complement of twenty-five on another (Pl. 7 or cxxii, Pl. s upper and lower figures). His lower figure with twenty-five spines I take to be a diagram of the third somite (which in my specimen has twenty-three spines). However, I find it difficult to interpret this figure, which appears to be a cross section of the somite. There are, on each side, three groups of three spines; between these lateral clusters he shows five dorsal spines arranged not longitudinally but transversely, with an additional spine on either side of the median one. His upper figure, according to the legend, represents the ventral half of a different somite. In the "Discovery" specimen no other somite has as many as nine spines on each side. In fact Stebbing's upper figure agrees best with the third somite (omitting the five mid-dorsal spines), and might well be that one from a different aspect. (5) Stebbing's figure of uropod, telson and sixth abdominal somite (Pl. 6 or cxxi, T and urp) differs rather markedly from Figs. 1 and 2 of the present paper. The sixth abdominal somite is much shorter than the telson, the lateral spines arise near the middle of the somite, not at the posterior margin, and there is a third (dorsal) spine. There appear to be three spines, one median and two lateral, at the posterior margin of the fifth somite. The spines on the telson are much shorter and the lateral pairs are almost entirely confined to the distal half. The form of the exopodite of the uropod is different, and it has "a faint longitudinal ridge [which] carries minute spines". (6). The antennule bears only one long spine, namely, that on the ventral surface, and it is more proximally placed. (7). Stebbing does not mention inequality of the second pair of peraeopods; his figure shows the carpus longer than the chela as in the smaller one of the "Discovery" larva (cf. Pl. cxxii or 7, prp. 2 and Fig. 5, l). (8). In Stebbing's figure of one of the pleopods the appendix interna is more proximally placed on the endopodite (cf. Fig. 7 with Pl. cxxii, plps.).

The short sixth abdominal somite and the smaller number of spines on rostrum and carapace suggest that Stebbing's specimens may represent a somewhat earlier larval stage than the "Discovery" specimen, (although they are of approximately the same length). All three larvae may even belong to the same species but for the present I hesitate to refer the "Discovery" larva to *P. spinetum*. In all probability the spiny armature will disappear at the next, or at a subsequent, moult and the post larva may have quite a different appearance. Stebbing named this larva *Problemacaris* "in allusion to the difficulty of allotting the described form to any of the very numerous divisions of the *Caridea*".

ZUSAMMENFASSUNG

Eine bemerkenswerte, mit Stacheln bedeckte Dekapodenlarve, die von „Discovery II“ im Juni 1956 (48° 03' N., 9° 04' W.) erbeutet wurde, ist beschrieben und abgebildet. Obwohl sie beim

ersten Anschauen an die Acanthosoma-Stadien von gewissen Sergesteslarven erinnert, handelt es sich zweifellos um eine Larve der Gruppe der Caridea, mit einem zweiten Paar ungleichen scherentragenden Pereiopoden, die stärker sind als das erste Paar. Die Larve gehört sicher zum Stebbing'schen Larvengenus *Problemacaris*, obwohl sie vielleicht nicht zur Art *P. spinetum* der südafrikanischen Gewässer zu zählen ist. Zur Zeit kann sie noch keiner Caridea-Familie zugeordnet werden, auch nicht versuchsweise. Die zahlreichen langen dornigen Stacheln sind zweifellos ein Larvalmerkmal und könnten sehr wohl bei der nächsten Häutung verloren gehen.

LIST OF WORKS CITED

- AIKAWA, H., 1941. Additional notes on the Brachyuran larvae. Rec. oceanogr. Works Japan,, **12**: 117-120.
- GURNEY, R., 1939. Bibliography of the larvae of Decapod Crustacea. Ray Soc. London, **125**: vi + 123. [: 101, *Problemacaris* listed under larval genera attributed to Anomura — see also: 103].
- HARDY, ALISTER C., 1956. The Open Sea — Its Natural History: The World of Plankton. New Naturalist, London. xv + 335, illustrated. [Pl. 16 Fig. 5, facing: 171; : 335].
- STEBBING, T. R. R., 1921. Preliminary account of a proposed new genus and species. Ann. Mag. nat. Hist. (9), **8**: 626.
- , 1924. South African Crustacea, xii. Ann. S. afr. Mus., **19**: 235-247, pls. 1-17 (= Crustacea pls. cxvi-cxxii). Reprint repaginated: 1-14.

TWO NEW SPECIES OF ATYID SHRIMPS FROM SUBTERRANEAN WATERS OF N.W. AUSTRALIA (DECAPODA NATANTIA)

BY

L. B. HOLTHUIS

Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden

The Indo-West Pacific area seems to be very poor in troglobic Decapoda, especially when compared to other regions like the Mediterranean basin and the West Indies. In this area true cavernicolous shrimps have so far been reported only from Madagascar (*Typhlopasta*, *Parisia*), from Assam, India (*Macrobrachium cavernicola* (Kemp)), and from the Lau Islands, Fiji Archipelago (*Antecaridina*). Not a single species of troglobic Caridea was hitherto known from the Australian continent. Therefore I was greatly interested when Mr. Frank A. McNeill of the Australian Museum, Sydney, informed me that cavernicolous shrimps had been found in a well in N.W. Australia. Mr. McNeill thereupon sent me some specimens for examination, while additional material was later obtained through the kindness of the staff of the Western Australian Museum, Perth. The number of specimens that could be examined amounted to more than one hundred and fifty, which proved to be extremely valuable as only this great number made it possible to show that two species are involved, both of which are unusually variable in characters that in most groups are of specific or even generic importance.

The specimens were collected in two wells in the North-West Cape Peninsula, Western Australia. Most of the material was taken in the Kuddumurra Well, Yardie Creek Station, near Vlamingh Head (on some of the labels this locality was incorrectly named Homestead Well). Other specimens were found in the Milyering Well, some 20 miles S. of Kuddumurra Well. Milyering Well, which lies under a windmill, is bored into coral and limestone. It is from this well that G. P. Whitley obtained the type material of a blind species of Gobioid fish, which he named *Milyeringa veritas* (see Whitley, 1945: 36, 37, fig. 15). The locality has also been described by Whitley (1951: 162) in a popular account of his trip to this region. Whitley (1945, 1951) stated that the water of the well was fresh. This is confirmed by Dr. G. F. Mees who visited both the Milyering and the Kuddumurra Wells in July and August 1959. Dr. Mees took water samples from both wells, which were later analysed. The temperature of the water of Milyering Well was noted by Dr. Mees to be 27° C (= 80-81° F), which is quite high, especially when one takes into account that it was measured in the Australian

winter. Kuddumurra Well was described by Dr. Mees (in litt.) as a cemented well which, apart from the many shrimps, contained a few specimens of *Milyeringa*; the temperature of the water of this well was 29° to 30° C (= 84° to 86° F). In both wells the water proved to be subject to the influence of the tides. A more elaborate account of the wells and a map showing their exact situation will be published by Dr. Mees in a paper on the fishes of these subterranean waters.

I am very much indebted to Mr. Frank A. McNeill of the Australian Museum and to Mr. R. W. George and Dr. G. F. Mees, both of the Western Australian Museum, for providing me with this highly interesting material. Furthermore I wish to express my gratitude to Dr. Mees for the information concerning the habitat of the shrimps.

The two species represented in the material are new to science. They belong in a single genus, which likewise is new.

Stygiocaris new genus

Definition. — Carapace without supra-orbital spines. Antennal spines well developed, placed on the lower orbital angle, and merged with it. Pterygostomian spine present or absent. Eyes strongly reduced, bullet-shaped and without any pigment. Second maxilliped with a podobranch. Third maxilliped with a single arthrobranch. A single pleurobranch at the base of each of the pereiopods, which bear no arthrobranches. Epipods on the first four, exopods on all five pereiopods. The fingers of the chelipeds are about as long as the palm, their tips are blunt and provided with a tuft of hairs. The carpus of the first and of the second pereiopod is deeply excavated anteriorly. The diaeresis of the uropodal exopod bears no spinules; there are only one or two spines placed at the inner side of the final tooth of the outer margin of the exopod.

The genus is closely related to *Typhlopatsa* Holthuis from Madagascar, from which it differs in the presence of a podobranch on the second maxilliped, and in the presence of an epipod on the fourth pereiopod, while also the shape of the endopod of the first pleopod of the male is different. Perhaps *Stygiocaris* should only be considered a subgenus of *Typhlopatsa*.

The type species of the present genus is *Stygiocaris lancifera* new species described below.

Stygiocaris lancifera new species (figs. 1, 2)

Kuddumurra Well, Yardie Creek Station, North-West Cape Peninsula, W. Australia; May 1959. A. Snell. — 75 specimens, 5 to 14 mm long (holo- and paratypes).

Kuddumurra Well; 8 August 1959; G. F. Mees and A. M. Douglas. — 56 specimens, 4 to 14 mm long (paratypes).

Milyering Well, Yardie Creek Station, North-West Cape Peninsula, W. Australia; 23 April 1957; A. Snell. — 7 specimens, 8 to 14 mm long (paratypes).

In wells and waterholes near Milyering, Yardie Creek Station, North-West Cape Peninsula, W. Australia; A. Snell. — 9 specimens, 10 to 13 mm long (paratypes).

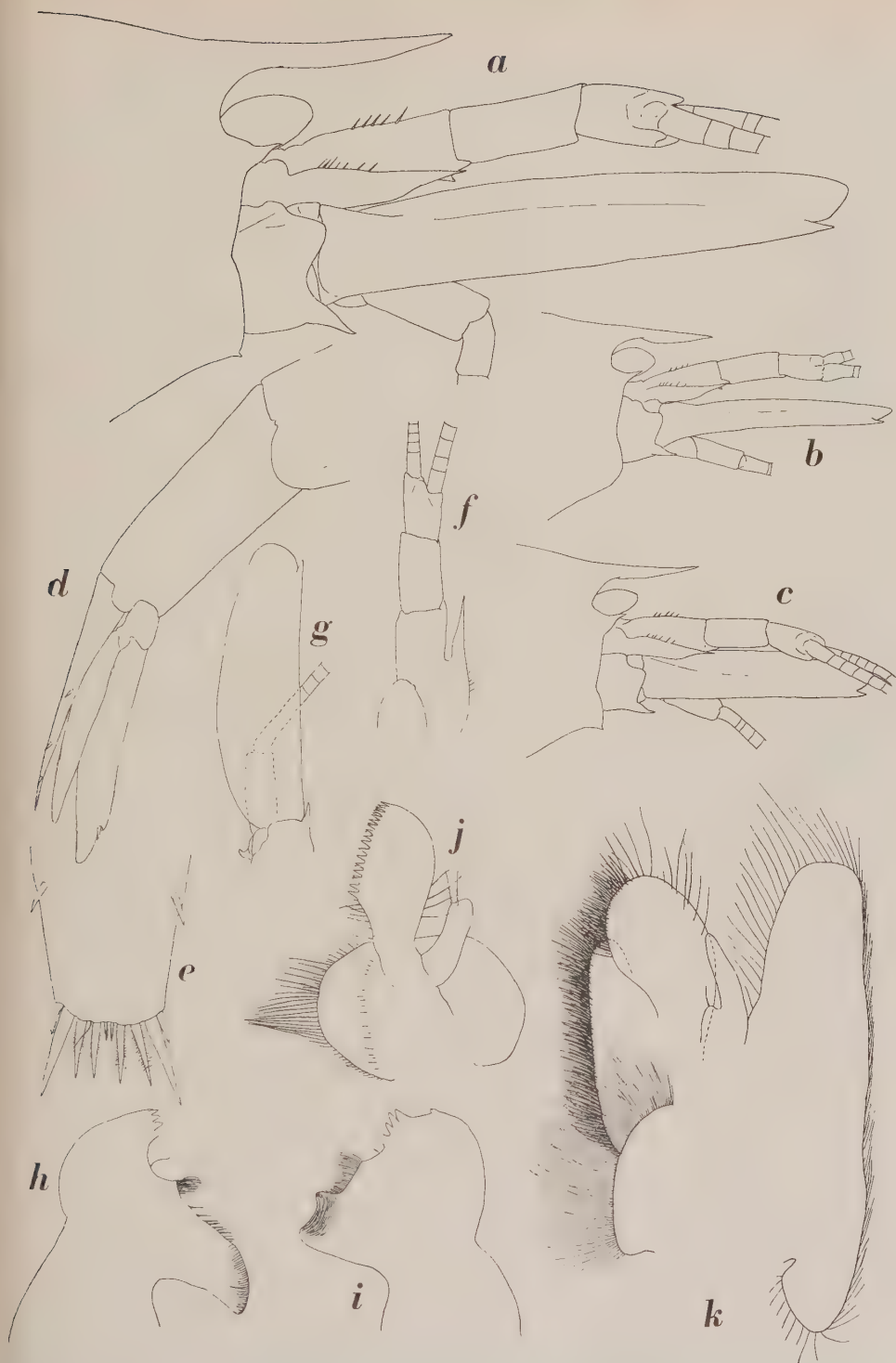


Fig. 1. *Stygiocaris lancifera* new species. a-c, anterior part of body in lateral view; d, posterior part of abdomen in lateral view; e, tip of telson in dorsal view; f, antennula and eye; g, scaphocerite; h, i, right and left mandible; j, maxillula; k, maxilla. a, $\times 34$; b-d, f, g, $\times 18$; e, h-k, $\times 48$.

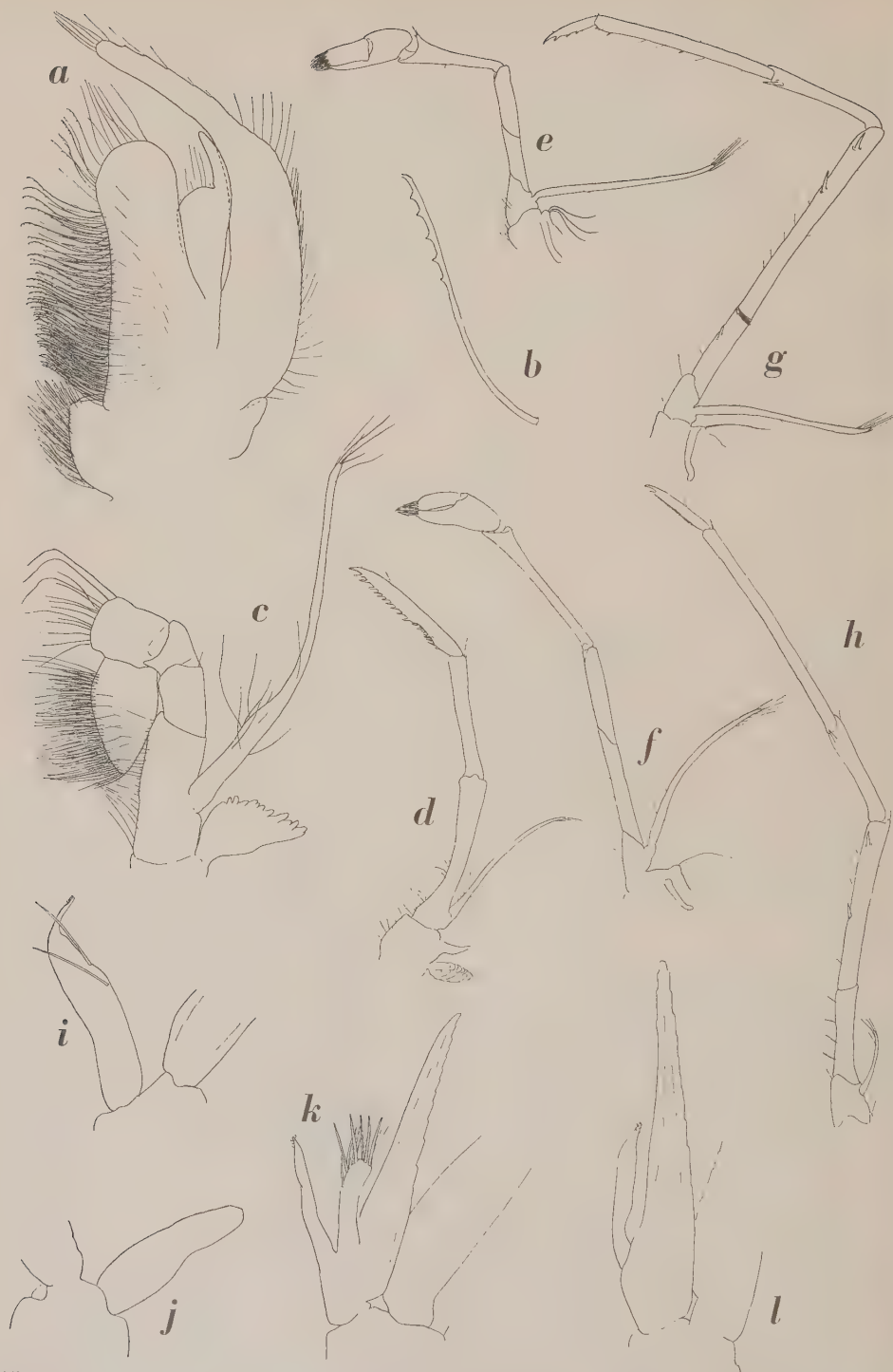


Fig. 2. *Stygiocaris lancifera* new species. a, first maxilliped; b, hair of coxal endite of first maxilliped; c, second maxilliped; d, third maxilliped; e, first pereopod; f, second pereopod; g, third pereopod; h, fifth pereopod; i, endopod of first pleopod of male; j, endopod of first pleopod of female; k, endopod of second pleopod of male; l, endopod of second pleopod of female. a, c, i-l, $\times 48$; b, $\times 192$; d-h, $\times 18$.

The rostrum is slender, unarmed and pointed. In lateral view it is lance-shaped, being somewhat constricted in the basal part. It reaches distinctly beyond the eyes and almost attains the end of the first segment of the antennular peduncle or even reaches slightly beyond it. In very young specimens (length about 5 mm) the rostrum is shorter than the eyes. The level of the rostrum lies somewhat below that of the medio-dorsal line of the carapace. The tip of the rostrum is directed forwards or curved slightly upwards. The lower margin is straight in its distal part, but concave over the eyestalks. There are no supra-orbital, hepatic, or branchio-stegal spines on the carapace. A distinct antennal spine is placed on the lower orbital angle and is directed somewhat outwards. The pterygostomian angle is often provided with a small but distinct, acute tooth. The lateral part of the anterior margin of the carapace is convex, the anterior part of the lateral margin concave; thus the pterygostomian angle is often more or less distinctly directed downwards. The pterygostomian spine is not always distinct and may even be altogether lacking. The variability in the shape and spinulation of the pterygostomian angle is highly unusual; it is demonstrated in figs. 1a-c.

The pleura of the first five abdominal somites have the anterior and posterior angles broadly rounded, laterally they are somewhat truncate. Also in the fifth somite the posterior angle of the pleuron is broadly rounded (fig. 1d). The sixth abdominal somite is about twice or more than twice as long as the fifth. Its pleuron is bluntly triangular, its postero-lateral angle is rounded without any trace of a spine. The telson is distinctly shorter than the sixth abdominal somite. In its posterior half it bears two pairs of marginal spines; in abnormal specimens three or even five pairs of spines may be found. The distance between the two pairs of spines is about equal to the distance between the last pair and the posterior margin of the telson. This posterior margin (fig. 1e) is slightly convex and bears five pairs of spines: one external, one lateral, two intermediate, and one submedian pair. The external pair is very short, being about $\frac{1}{3}$ of the length of the lateral pair, which is the longest of all. The intermediate pairs are of about equal size, or the outer is longer than the inner; they are more than half as long as the lateral pair. The submedian pair is minute, sometimes a third spine of the same length is placed between the submedian ones. The submedian and intermediate spines are provided with very short hairs, the other spines are naked.

The eyes are bullet-shaped, have no pigment, and are strongly reduced. They reach to the base of the scaphocerite.

The antennulae (fig. 1f) are slender. The first segment reaches almost to or slightly beyond the tip of the rostrum. The stylocerite is long, slender, and pointed. It reaches slightly beyond the end of the basal segment of the peduncle. In its distal part the lower inner margin of the segment bears a distinct tooth. The second segment is somewhat more than half as long as the first. The third segment is shorter than the second. The two flagella are long and simple.

The scaphocerite (fig. 1g) reaches distinctly beyond the antennular peduncle. It is about three times as long as broad. The outer margin is slightly concave and

ends in a distinct tooth, which is overreached by the lamella, which has the anterior margin rather broadly rounded and somewhat produced. The antennal peduncle fails to reach the middle of the scaphocerite. A strong sharp spine is present in the outer basal part of the antennal peduncle near the base of the scaphocerite. On the inner side a less conspicuous tooth is placed slightly more proximally.

The mandible (figs. 1h, i) lacks a palp. The incisor process bears some teeth, on the molar process numerous ridges are visible. Between the two processes, which are not very distinctly separated from each other, there is a tuft of hairs. The lower lacinia of the maxillula (fig. 1j) is broadly rounded and is continued externally as a subcircular lobe. The upper lacinia is elongate; on its inner margin it has a number of distinct teeth. The palp is slender and indistinctly bilobed. The maxilla (fig. 1k) has the upper endite large and deeply cleft. The palp is small and is broadened in its basal part. The scaphognathite is well developed and is truncate in the lower part. The first maxilliped (fig. 2a) has the endites of basis and coxa distinctly separated; the endite of the basis is rather high and narrow, its inner margin is beset with many hairs, which are remarkable in having about five distinct tooth-like projections on the distal half of the lower margin (fig. 2b). In the rest of the maxilliped the hairs are of the normal type. The palp is abruptly narrowed to a rather slender tip. The exopod has the flagellum well developed; the caridean lobe is narrow and not distinctly set off from the flagellum. The epipod is small. The second maxilliped (fig. 2c) has the exopod well developed. The epipod is fairly large and bears a podobranch. The third maxilliped (fig. 2d) reaches almost to or slightly beyond the end of the antennular peduncle. The last segment has the distal half of the inner margin with spines, the proximal half shows a distinct concavity and in this region bears numerous transverse rows of hair. The penultimate segment is slightly shorter than the ultimate, which itself is somewhat shorter than the antepenultimate one. The exopod is well developed, an epipod and an arthrobranch are present.

The branchial formula is as follows:

	maxillipeds			pereiopods				
	1	2	3	1	2	3	4	5
pleurobranches	—	—	—	1	1	1	1	1
arthrobranches	—	—	1	—	—	—	—	—
podobranchs	—	1	—	—	—	—	—	—
epipods	1	1	1	1	1	1	1	—
exopods	1	1	1	1	1	1	1	1

The first pereiopod (fig. 2e) fails to reach the end of the antennal peduncle. The chela is short and swollen. The fingers are about as long as the palm and have bluntly rounded tips which are provided with the usual tufts of hair. The carpus is somewhat longer than the chela. It broadens conspicuously anteriorly, where it is distinctly excavate. It is about three times as long as broad. The merus

is somewhat longer than the ischium, and together the two are longer than the carpus. The second pereopods (fig. 2f) are longer and more slender than the first; they reach the base or the distal end of the first segment of the antennular peduncle. The chela is similar to that of the first leg. The carpus is almost twice as long as the chela and more than six times as long as high. It is more than 1.5 times as long as the merus. The ischium is slightly longer than the merus. The third pereopod (fig. 2g) exceeds the scaphocerite by part of the propodus. The dactylus is about $\frac{1}{3}$ of the length of the propodus. It ends in two teeth and bears about 2 to 4, generally 3 spinules on the posterior margin. The propodus also has a few spinules on the posterior margin. The carpus is about $\frac{2}{3}$ of the length of the propodus. It bears a well developed movable spine in the distal part of the outer surface near the posterior margin. The merus is somewhat longer than the propodus. It bears two strong movable spines on the external surface near the posterior margin. One of these spines is placed in the extreme distal part of the segment, the other is placed more proximally. The ischium is almost half as long as the merus and bears a single movable spine. The fourth pereopod is very similar to the third. It reaches somewhat beyond the antennular peduncle. The fifth pereopod (fig. 2h) reaches a little farther than the fourth. The dactylus is more elongate than in the third leg, it ends in two teeth and has the posterior margin provided with a row of more than 20 closely placed spinules. The propodus is about three times as long as the dactylus. The carpus is about half as long as the propodus. It bears a strong movable spine in the distal part of the outer surface, as in the third leg. The merus is distinctly shorter than the propodus and, as in the third leg, bears two movable spines on the outer surface near the posterior margin. The ischium is more than half as long as the merus; it bears no spine.

The first pleopod of the male (fig. 2i) has the endopod ovate, narrowed in the distal part to a slender appendix interna, which bears several retinacula at the top. Two or more long and strong setae are implanted on the outer margin of the endopod. In the female the endopod of the first pleopod (fig. 2j) is ovate, without retinacula; its distal part is often bent over inwards. The second pleopod of the male (fig. 2k) shows a distinct appendix masculina which is stouter and slightly shorter than the appendix interna; it bears several strong apical spines. The uropods (fig. 1d) are elongate. The outer margin of the exopod ends in a tooth, to the inner side of which there is a movable spine (seldom two). The diaeresis is not provided with spinules.

Colour. According to Dr. Mees the animals are colourless transparent in life, only the internal organs of the thorax are visible as a yellowish mass, while the contents of the intestines sometimes show as a black line.

The present species is most remarkable in the variability of the shape and spinulation of the pterygostomial angle of the carapace. The presence or absence of a pterygostomial spine in some groups of Atyidae is considered to be a character of generic importance, while here it varies within the species.

Like most troglotic Atyids, the present species is very fragile.

Types. The holotype is a specimen from Kuddumurra Well, it is preserved in the collection of the Rijksmuseum van Natuurlijke Historie at Leiden under Reg. no. Crustacea D 13180. The other specimens of the two lots from this locality are partly in the collection of the Western Australian Museum at Perth, and partly in that of the Leiden Museum. The material from Milyering Well also is divided between the Leiden and Perth Museums, while the third lot (from wells and waterholes near Milyering) is preserved in the Australian Museum, Sydney, two specimens being kept in the Leiden Museum.

***Stygiocaris stylifera* new species (fig. 3)**

Kuddumurra Well, Yardie Creek Station, North-West Cape Peninsula, W. Australia; May 1959; A. Snell. — 12 specimens, 11 to 18 mm (holo- and paratypes).

Kuddumurra Well; 8 August 1959; G. F. Mees and A. M. Douglas. — 2 specimens, 9 and 10 mm long (paratypes).

In wells and waterholes near Milyering, Yardie Creek Station, North-West Cape Peninsula, W. Australia; A. Snell. — 1 specimen, 12 mm long (paratype).

The rostrum (fig. 3a) is slender, unarmed, and pointed at the tip. It reaches almost to or beyond the end of the basal segment of the antennular peduncle. It is straight and tapers gradually from the base towards the tip, and is not constricted in the basal part as in the previous species. The difference in the shape of the rostrum, which in *S. lancifera* is lance-shaped and in *S. stylifera* is spear- or awl-shaped, proves a reliable character to distinguish the two species. There are no supra-orbital, hepatic, branchio-stegal, or pterygostomial spines on the carapace. The antennal spine is strong, placed on the lower angle of the orbit and directed somewhat outwards. The pterygostomial angle is broadly rounded.

The abdominal pleura are similar to those of *S. lancifera*, but in the fourth and especially in the fifth (fig. 3c) the posterior angle is more narrowly rounded. In some specimens the top of the posterior angle of the fifth somite is narrowed and posteriorly produced (fig. 3b). The sixth somite is almost or quite twice as long as the fifth. The pleura of the sixth somite is small and bluntly triangular; the postero-lateral angle is rounded and provided with a small acute tooth which, however, sometimes is inconspicuous or even entirely lacking. The telson is about as long as the sixth abdominal somite. In its posterior half it bears two pairs of marginal spines; the posterior of these pairs is placed about halfway between the anterior pair and the posterior margin of the telson. The spinulation of the posterior margin of the telson is like in *S. lancifera*.

The eyes, as in the previous species, are bullet-shaped, degenerate and without any trace of pigment. They reach about to the level of the base of the scaphocerites.

The antennulae (fig. 3d) are very similar to those of *S. lancifera*, only they are far less slender. The second segment is about half as long as the first and about as long as the third. All joints are relatively broader than in the previous species.

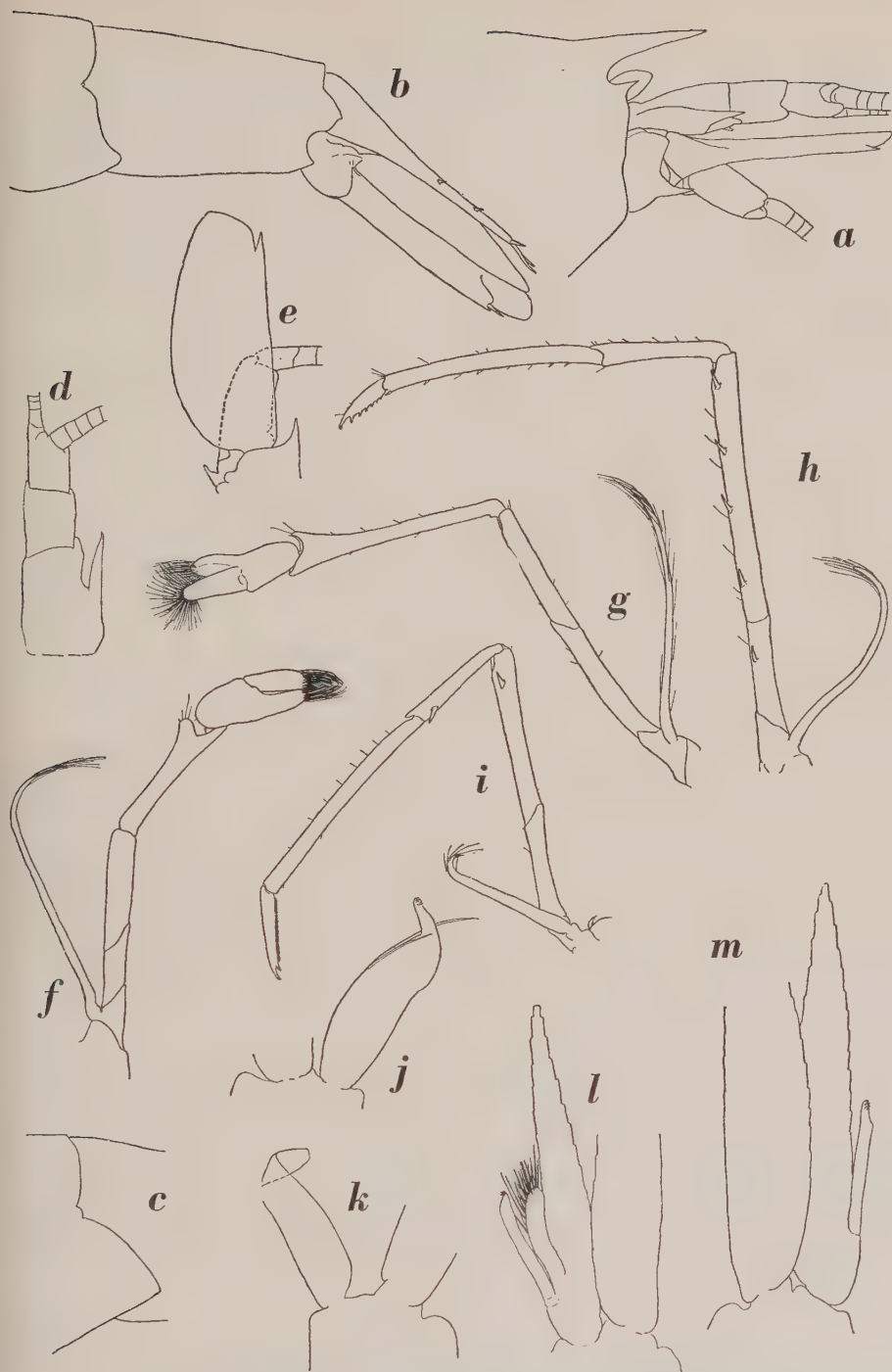


Fig. 3. *Stygiocaris stylifera* new species. a, anterior part of body in lateral view; b, posterior part of abdomen in lateral view; c, pleura of fifth abdominal somite; d, antennula; e, scaphocerite; f, first pereopod; g, second pereopod; h, third pereopod; i, fifth pereopod; j, endopod of first pleopod of male; k, endopod of first pleopod of female; l, endopod of second pleopod of male; m, endopod of second pleopod of female. a-i, $\times 18$; j-m, $\times 48$.

The scaphocerite (fig. 3e) is less than 2.5 times as long as broad. It is less slender than that of *S. lancifera*, but otherwise shows no essential differences.

The mouth parts are similar to those of the previous species and also the branchial formula is the same in the two forms. The first and second pereopods (figs. 3f, g) are less slender than in *S. lancifera*, but the general shape is the same. The dactylus of the third leg (fig. 3h) shows as a rule more posterior spinules (three to six) than in the previous species. Moreover, the movable spine on the carpus is usually absent, but may be very small. On the outer surface near the posterior margin the merus bears three or four movable spines; occasionally there are two or five, and then usually on one side of the body only. The ischium shows a single movable spine. The fourth leg is similar to the third, but a spine is usually present on the carpus, while the merus has more often two instead of three or four spines on the outer surface. The fifth leg (fig. 3i) has the dactylus somewhat less than half as long as the propodus. The posterior margin of the dactylus is provided with about 35 to 40 spinules, which are placed close together in a single row. The spinulation of the carpus, merus and ischium and the relation between the lengths of these segments is as in *S. lancifera*; in the merus there is sometimes only one spine on the outer surface.

The pleopods (figs. 3j-m) and uropods are very similar to those of the previous species.

Stygiocaris stylifera is closely related to *S. lancifera*, but may immediately be distinguished from it by the shape of the rostrum, by the posterior angle of the pleuron of the fifth abdominal somite, by the short sixth abdominal somite, by the broad segments of the antennular peduncle, the second of which is as long as the third, by the short scaphocerite, and by the spinulation of the third legs. The constant absence of the pterygostomial spine and the occasional presence of a tooth on the postero-lateral angle of the sixth abdominal somite also distinguish the present species from *S. lancifera*. Furthermore *S. stylifera* seems to attain a greater size than *S. lancifera*.

Types. The holotype is a specimen from Kuddumurra Well (May 1959), it is preserved in the collection of the Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden, under Reg. no. Crustacea D 13178. Paratypes of this lot are in the possession of both the Western Australian Museum, Perth, and the Leiden Museum. The second lot from Kuddumurra Well (August 1959) contains two paratypes, both of which are preserved in the Western Australian Museum. The third sample, with one paratype from near Milyering, is the property of the Australian Museum, Sydney.

ZUSAMMENFASSUNG

Zum ersten Mal werden blinde troglobionte Garnelen vom australischen Kontinent beschrieben. Die Tiere, die im süßen Grundwasser der North-West Cape Halbinsel in West-Australien gefunden wurden, gehören zwei neuen Arten an, die zusammen eine neue Gattung, *Stygiocaris*, bilden. Diese neue Gattung ist der Gattung *Typhlopatus* Holthuis aus Madagaskar am nächsten verwandt, unterscheidet sich aber durch den Besitz einer Podobranchie am 2. Maxillarfuss und eines Exopodits

am 4. Pereiopoden. Die zwei Arten unterscheiden sich durch den allgemeinen Bau, die Form des Rostrums, des Abdomens, der Antennulen und der Pereiopoden. Bei *Stygiocaris lancifera* ist hervorzuheben, dass es Exemplare gibt bei welchen der Pterygostomialdorn kräftig entwickelt ist, während bei anderen dieser Dorn klein ist oder ganz fehlt.

LITERATURE CITED

- WHITLEY, G. P., 1945. New Sharks and Fishes from Western Australia. Part 2. Aust. Zool. **11** (1): 1-42, textfigs. 1-15, pl. 1.
 —, 1951. A Naturalist at North-West Cape. Aust. Mus. Mag. **10** (5): 158-164, 1 map, 8 textfigs.

A RHIZOCEPHALAN PARASITE OF THE
CRAB *CHARYBDIS HOPLITES* (WOOD-MASON)

BY

H. BOSCHMA

Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden

During a cruise of the S.S. "Al Sayad" in the Gulf of Suez and adjacent waters, Dr. R. Ph. Dollfus collected five specimens of the crab *Charybdis* (*Goniobellennus*) *hoplites* (Wood-Mason) bearing the Rhizocephalan parasites described in the present paper. The specimens were collected in the Gulf of Suez, at depths of about 35 to 70 meters, they were already mentioned by Monod (1938) in his report on the *Brachyura* collected during this cruise. The specimens appeared to belong to an up to now undescribed species, which may be named in honour of the collector

***Heterosaccus dollfusi* nov. spec.**

No. 1. Sta. I, 32° 30' E., 29° 36'-29° 43' N., about 42 m, November 11, 1928; carapace breadth of host 43 mm; parasite $14\frac{1}{2} \times 9 \times 5$ mm.

No. 2. Sta. V, 32° 52'-32° 59' E., 29° 07'-29° 11' N., about 35 m, November 28, 1928; carapace breadth of host 46 mm; parasite $21 \times 15 \times 6$ mm (fig. 1a).

Nos. 3 and 4 (on one host). Sta. XIV, 33° 15'-33° 21' E., 28° 21'-28° 23' N., 60-70 m, December 11, 1928; carapace breadth of host 42 mm; parasites $13 \times 9 \times 4$ and $11 \times 8 \times 2\frac{1}{2}$ mm (fig. 1d).

Nos. 5 and 6 (on two hosts). Sta. XVIII, 33° 28'-33° 35' E., 28° 04'-28° 09' N., 60-70 m, December 26, 1928; carapace breadth of hosts 51 and 42 mm; parasite $17 \times 11 \times 5$ (fig. 1c) and $14 \times 9\frac{1}{2} \times 5$ mm (fig. 1b).

Holotype is specimen no. 2, the other specimens are paratypes. The typical host is *Charybdis* (*Goniobellennus*) *hoplites* (Wood-Mason), the type locality is Gulf of Suez.

Specific characters. Male genital organs united to form a wide pouch of more or less globular shape. Colleteric glands forming a rather broad mass of tubes, about 30 to 40 in a longitudinal section. External cuticle of the mantle with small papillae of a length of 4 to 7 μ . Internal cuticle of the mantle with retinacula consisting of a basal part and 6 to 10 barbed spindles of a length of 15 to 22 μ .

The external appearance of five of the six specimens is shown in fig. 1, the parasites being represented as they are attached to the basal region of the abdomen

of the host. The largest specimen, the holotype (fig. 1a), is of a slightly irregular oval shape; the wide mantle opening lies in the middle of the anterior region of the body, the size of the short tube surrounding the mantle opening being about one-third of the dorso-ventral diameter of the parasite. The specimen of fig. 1b is of a more regularly oval shape, here the region of the mantle opening, which is of a size of over one-third of the dorso-ventral diameter of the parasite, does not distinctly project over the surface. In the specimen of fig. 1c the mantle shows a number of pronounced grooves running from the posterior region in an anterior or oblique direction; here the mantle opening lies at the top of a well developed short tube of a width of about one-third of the dorso-ventral diameter of the

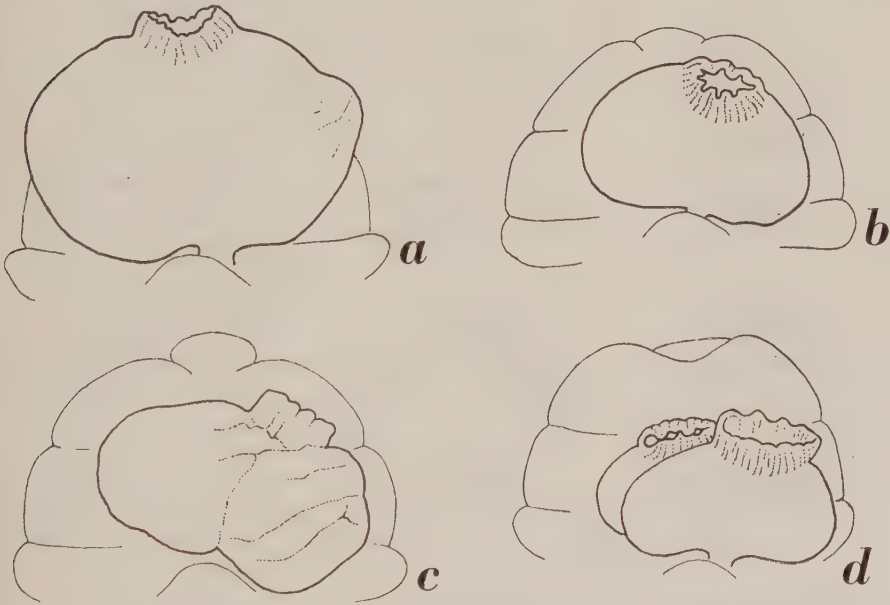


Fig. 1. *Heterosaccus dollfusi*, external appearance of five of the six specimens, each attached to the abdomen of its host. a, no. 2; b, no. 6; c, no. 5; d, nos. 3 and 4. Slightly over twice natural size.

parasite. Fig. 1d represents the two specimens that together occur on one crab. Both have the general more or less elliptical shape. The two specimens differ from the other parasites by having an extremely wide mantle opening, the tube surrounding this opening having a width of about two-fifths of the dorso-ventral diameter. In one of the specimens the tube of the mantle opening is widely gaping, in the other specimen the margins of the tube are more or less turned inward.

Longitudinal sections have been made of specimens 1, 2, and 6. The state of preservation in some respects might have been better, but the peculiarities of the internal organs could be examined in sufficient detail.

A section through the dorsal part of the stalk of the type specimen (fig. 2a) shows that the visceral mass is not attached directly to the region of the stalk,

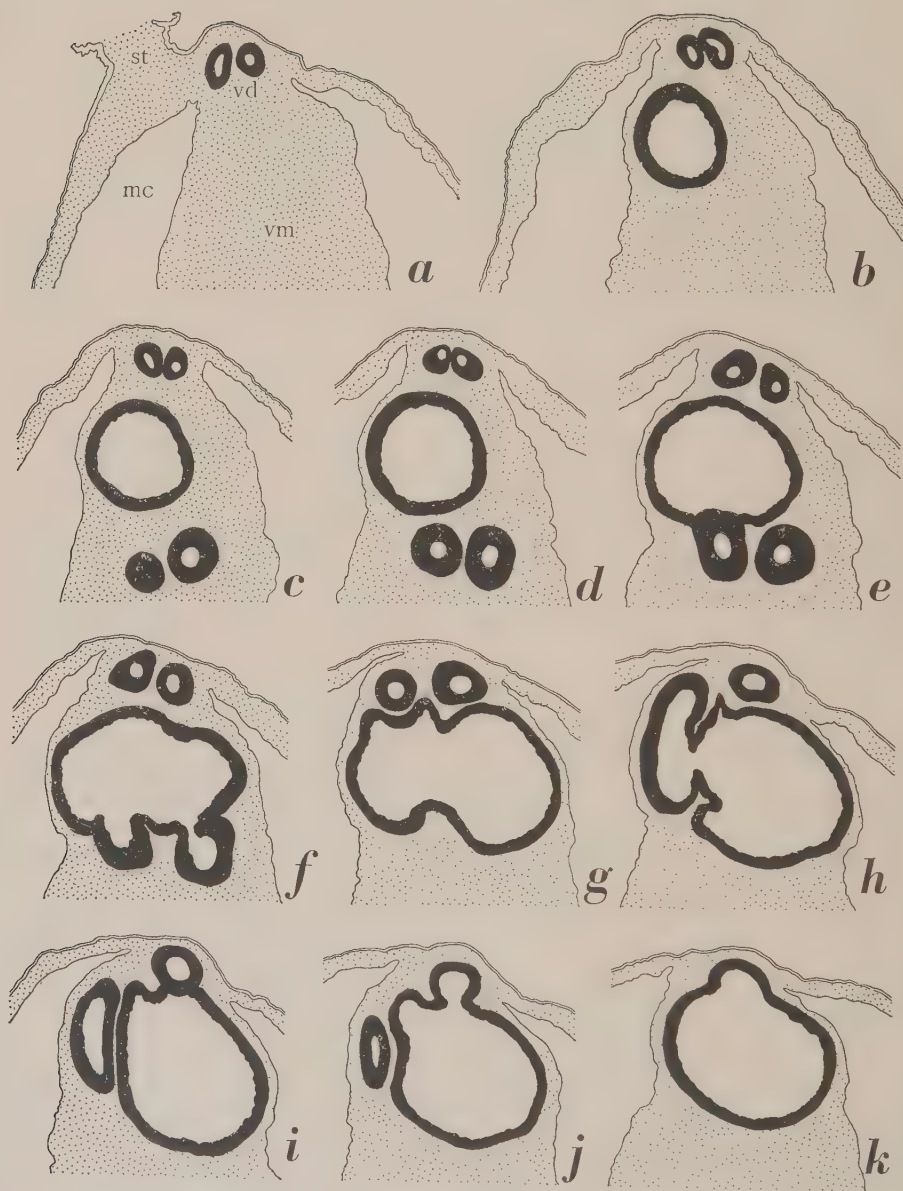


Fig. 2. *Heterosaccus dollfusi*, specimen no. 2, posterior parts of longitudinal sections, running from the stalk (a) to the dorsal region. mc, mantle cavity; st, stalk; vd, vasa deferentia; vm visceral mass. $\times 12$.

but has shifted to one side, being connected to the mantle in the immediate neighbourhood of the stalk. Although this condition of attachment of the visceral mass to the mantle is one of the typical characters of the genus *Loxothylacus*, it is known to occur also in the genus *Heterosaccus*, as a rule as an instance of indi-

vidual variation. The section of fig. 2a contains the ventral parts of the vasa deferentia, which as comparatively narrow canals of a more or less straight course are here running next to each other along the posterior surface of the body.

In sections slightly farther towards the dorsal region there appears, just anteriorly of the vasa deferentia, a globular body of fairly large size (fig. 2b), which proves to be a wide pouch with which the vasa deferentia are connected in a farther dorsal plane. Again farther towards the dorsal region the terminal parts of the male organs appear in the sections, anteriorly of the large pouch; in the figured section (fig. 2c) one of the testes is sectioned in its closed end, the other has a cavity. In the next figured section (fig. 2d) the two terminal parts of the testes both show a distinct cavity. Slightly farther dorsally (fig. 2e) one of the testes closely joins the large pouch, and gradually the two testes obtain an open communication with the large pouch, at its anterior border (fig. 2f). From now on for a short distance the male organs in the sections show nothing else but the vasa deferentia and the large common pouch (fig. 2g). In the following figured section the curved part of one of the testes has become more or less detached from the common pouch though remaining in open communication, the vas deferens of the other male organ remaining still separated (fig. 2h). In the section of fig. 2i this vas deferens joins the wide pouch, while the curved part of the other male organ now is separated from the pouch; the section of fig. 2j differs from the preceding in that now the vas deferens is in open communication with the wide pouch, next to which there is the dorsal part of the curvature of the male organ of the other side of the body. The last figured section (fig. 2k) shows that in the extreme dorsal part of the male organs there is nothing else but the wide pouch.

In principle the male organs of the holotype do not differ from those of most of the other species of *Heterosaccus*, they have a distinct, rather narrow curvature in the usual manner. The curvature embraces as it were the wide pouch, and in the dorsal region of this pouch the vasa deferentia (gradually passing into the testes) are in open communication with the large pouch.

The holotype with its greater diameter of 21 mm is the largest specimen of the collection. It is interesting that another sectioned specimen, no. 6, in the shape of its male organs corresponds completely with the holotype, though being of distinctly smaller size, with a greater diameter of 14 mm.

The third sectioned specimen, no. 1 of the collection, with a greater diameter of 14½ mm, shows in its male organs peculiarities which may give an explanation of the development of the large pouch as it occurs in the holotype and in specimen no. 6. The posterior parts of some longitudinal sections of this specimen are represented in fig. 3. The first section (fig. 3a) shows the vasa deferentia next to the posterior surface of the visceral mass and, farther anteriorly, the terminal parts of the testes, at the end of their curvature, the one being sectioned in its end, the other showing a cavity. Each of the testes is surrounded by a muscular layer, here rather closely adhering to its outer wall. In the next section

(fig. 3b) the testes are somewhat wider. Slightly farther dorsally the vasa deferentia form a slight twist, while between the vasa deferentia and the testes there appears a part of the sac enveloping one of the testes (fig. 3c). In fig. 3d this part is connected with the rest of the sac around this testis; in this region the

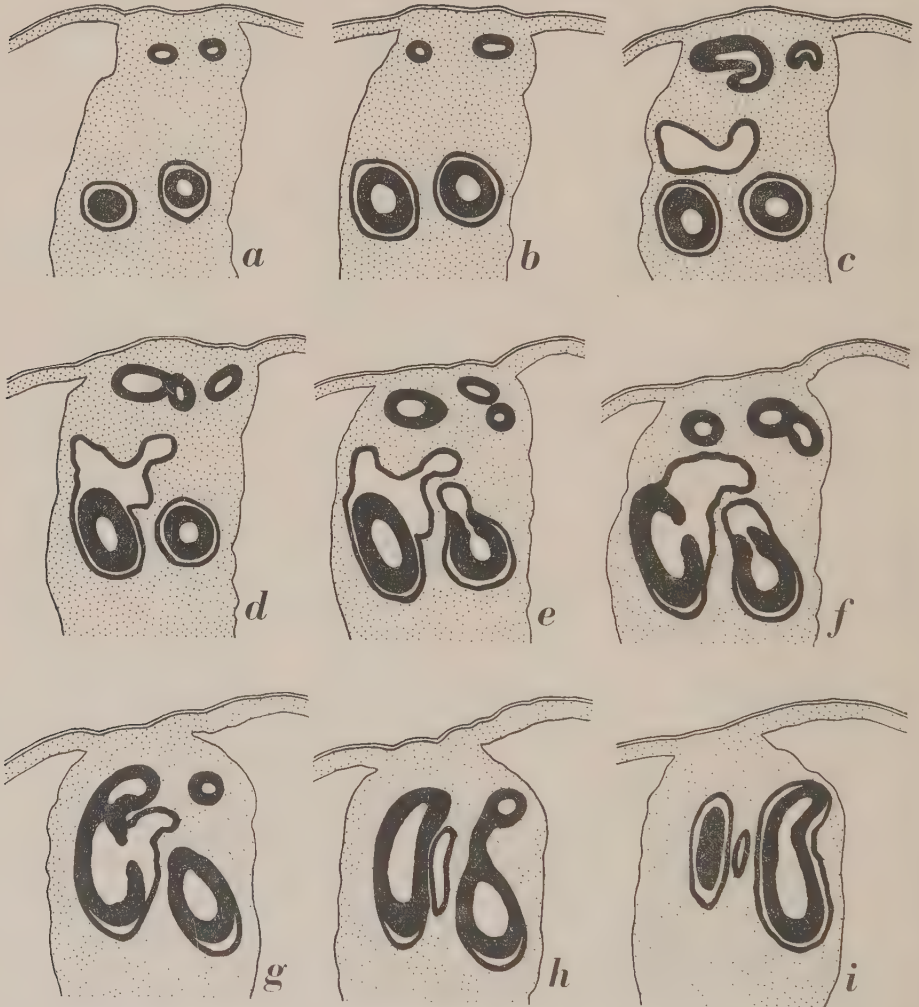


Fig. 3. *Heterosaccus dollfusi*, specimen no. 1, posterior parts of longitudinal sections, running from the middle of the body (a) to the dorsal region. $\times 16$.

vasa deferentia still are slightly tortuous. In fig. 3e one of the testes has the same appearance as in the preceding figure, of the other testis the sac has become somewhat wider, whilst the cavity of the testis now is in open communication with the sac. In the section of fig. 3f both of the testes have an opening in their outer wall, thereby directly communicating with the sac that envelops each of them. Fig. 3g represents a section through the curvature of one of

the testes, which here still is in direct communication with its enveloping sac. Farther dorsally the sections show the curvature of the two testes with the dorsal parts of one of the sacs between them (fig. 3h, i).

In this specimen the two male organs remain completely separated for the whole of their course. Of one of the testes the sac surrounding this organ is comparatively small, of the other it is much larger, though remaining distinctly smaller than the wide pouch occurring in specimens nos. 2 and 6. It stands to reason that the male organs represented in fig. 3 form a juvenile stage in their development. In further growth the sacs of the two testes undoubtedly would have united to form eventually the large pouch as it occurs in specimens nos. 2 and 6. In the specimen of fig. 3 the muscular layers enveloping the testes (the walls of the sacs) for their larger parts are distinctly separated from the outer walls of the testes. In the holotype and in the other sectioned specimen these muscular layers are also present, but they are more closely adhering to the testes and for this reason are not separately represented in fig. 2.

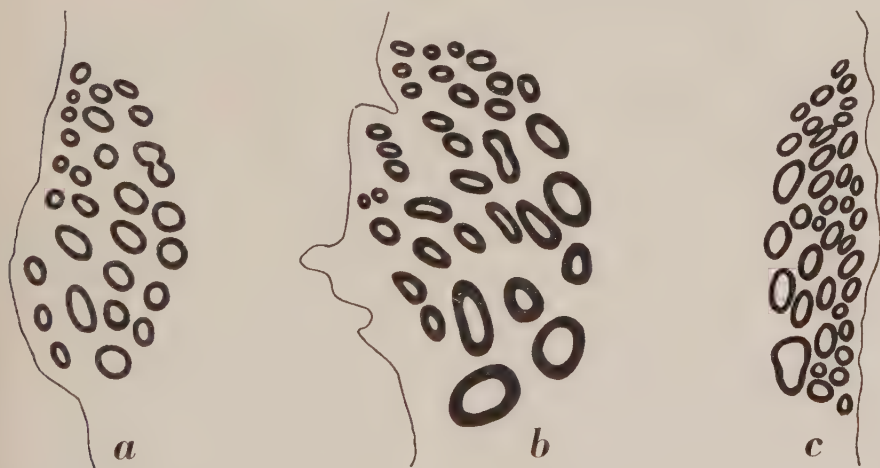


Fig. 4. *Heterosaccus dollfusi*, longitudinal sections of colleteric glands of three specimens. a, no. 1; b, no. 6; c, no. 2. a, b, $\times 64$; c, $\times 36$.

Of each of the sectioned specimens the system of canals in the colleteric glands is shown in fig. 4, as it appears in the most strongly divided part of these glands. In the three specimens the glands do not contain chitinous tubes, so that the walls of the canals are here represented. In the three specimens the glands contain a rather compact mass of canals, fairly wide in comparison to the length of the glands. The number of canals is not strongly different in the three specimens: in the largest, specimen no. 2, there are 38 canals (fig. 4c), in specimen no. 1 there are 28 canals (fig. 4a), and in specimen no. 6 there are 35 canals (fig. 4b).

The external cuticle of the mantle is comparatively thin, so that the mantle easily may become wrinkled or grooved (cf. fig. 1c). The thickness of the external cuticle of one of the sectioned specimens (no. 6, fig. 5c) was measured and

appeared to vary from 15 to 25 μ . At least in parts of the mantle the surface of the external cuticle is rather densely covered with small papillae with a smooth surface (fig. 5a-c), which have a length of 4 to 7 μ . The internal cuticle of the mantle bears retinacula consisting of a basal part and 6 to 10 barbed spindles of a length of 15 to 22 μ (fig. 5d).

In the paper containing the description of *Heterosaccus indicus*, a parasite of *Portunus pelagicus* (L.) from Madras Province in India, I remarked (Boschma, 1957a, pp. 17 and 18): "All the previously described species of the genus *Heterosaccus* have male organs that remain separate during the whole of their course; in some species the right and left testes are closely approximated, but their cavities do not communicate. *Heterosaccus indicus* is the only species of the genus in which there is an open connexion between the testes of the two sides".

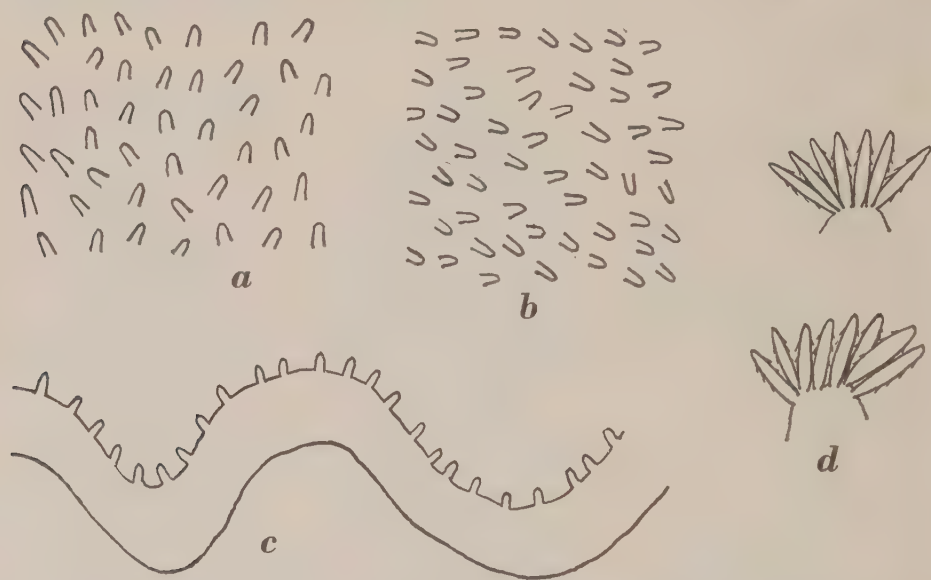


Fig. 5. *Heterosaccus dollfusi*. a, b, excrescences of the external cuticle of two specimens in surface view (a, no. 1; b, no. 2); c, section of the external cuticle of specimen no. 6; d, retinacula of specimen no. 2. $\times 530$.

Heterosaccus dollfusi now proves to be the second species of the genus in which, at least in the full-grown state, the testes of the two sides of the body are united to form a common cavity. The male organs of the two species are, however, different in some respects. In *Heterosaccus indicus* the thick-walled parts of the male organs have a more or less straight course in a ventro-dorsal direction, at their dorsal ends passing into the wide sacs, which undoubtedly are the testes themselves, and which extend rather pronouncedly in an anterior direction. The thick-walled parts of the male organs in this species apparently are the vasa deferentia only, not parts of the testes. On the other hand in *Heterosaccus dollfusi* the thick-walled parts of the male organs have a distinct curvature, having

the shape of the male organs as they occur in most of the species of *Heterosaccus*, for in *H. dollfusi* the terminal parts of the testes are pointing in a ventral direction at the end of their course. While in *H. indicus* the thin-walled parts of the male organs apparently are the testes themselves, the thin-walled parts of the male organs in *H. dollfusi* are not parts of the testes themselves but are the muscular sheath enveloping these organs. Moreover, in full-grown specimens of *H. dollfusi* the thin-walled parts of the male organs have grown out to a globular pouch not showing a double origin, while in *H. indicus* the two thin-walled parts of the male organs communicate by a rather narrow opening, or distinctly show their double origin when their communication is comparatively wide.

Attention should further be drawn to the differences in the colleteric glands of the two species. Though they are of approximately similar shape and are comparable in the manner in which the canals occur in the glands, the number of canals is rather strikingly different. In the sectioned specimens of *Heterosaccus dollfusi* the number of canals in the most strongly branched region of the colleteric glands is about 30 to 40. In four specimens of *Heterosaccus indicus* the corresponding number of canals proved to be 142, 133, 135, and 54 respectively (the last number occurring in a specimen that also in other respects showed differences from the other specimens). The figures show that as a rule the colleteric glands of *H. indicus* have at least twice the number of canals as occurring in *H. dollfusi* so that also this difference may be regarded as a specific character.

The excrescences of the external cuticle and the retinacula of *Heterosaccus dollfusi* are not different from those of *Heterosaccus papillosus* (Boschma), one of the best known species of the genus; moreover, they are similar to those of *H. indicus* (cf. Boschma, 1957a, 1957b).

It would be interesting to compare the new species with the type species of the genus, *Heterosaccus hians*, but the identity of this species remains uncertain. The genus *Heterosaccus* was founded by Smith (1906), who gave the name *H. hians* to specimens examined by him, parasites of the crab *Charybdis* (*Goniobellennus*) *truncata* (Fabricius) (*Ch. ornata* (A. Milne Edwards)) from the Suez Canal at a depth of 5 fathoms. Smith identified these specimens with *Sacculina hians* Kossmann, a parasite of *Thalamita* spec. from "the Philippine Islands", and noted that the genus is "Similar to *Sacculina*, save that the mesentery is confined to the surface of the visceral mass immediately round the ring of attachment, and does not stretch to the mantle opening. Mantle opening, in consequence, widely gaping." (Smith, 1906, p. 113).

Kossmann's type specimen of *Sacculina hians* was a parasite of "*Thalamita* sp. aff. *callianassae*", the specimen came from Java. The elaborate description (Kossmann, 1872: 34/35; 1874: 130/131) shows that in all probability the species is the parasite that at present is known as *Heterosaccus papillosus* (Boschma); as definite proof is lacking this supposed synonymy cannot be definitely settled. If the host really was *Charybdis callianassa* (Herbst) the type specimen of *Sacculina hians* might be identical with *H. papillosus* as this species is known to occur as

a parasite of several species of the genus *Charybdis* (cf. Boschma, 1957b). Other species of parasites are, however, known to infest species of the genus *Charybdis*, and as up to now not a single parasite of an accurately identified specimen of *Ch. callianassa* has become known the status of the parasite of this crab must remain problematic.

The specimens referred to *Heterosaccus bians* by Smith (1906) came from the Suez Canal. This points to the possibility that these specimens might be conspecific with the parasites described in the present paper as *H. dollfusi*, which were collected in the same general region (Gulf of Suez). As, however, the specimens dealt with by Smith and those described in the present paper were parasites of different hosts, there is no definite indication for their specific identity.

The specimen mentioned by Krüger (1912) under the name *Heterosaccus bians*, a parasite of *Charybdis japonica* (A. Milne Edwards) was shown to belong to *Heterosaccus papillosus* (cf. Boschma, 1954).

Van Kampen & Boschma (1925) identified a parasite of *Thalamita admete* (Herbst) with *Heterosaccus bians*; re-examination of this parasite proved that on account of peculiar characters (especially the strongly tortuous vasa deferentia) it had to be regarded as a separate species to which the name *Heterosaccus sibogae* was given (Boschma, 1931).

Summarizing the data given above it may be stated that in the genus *Heterosaccus* there exists the peculiar situation that the characters of the type species of the genus are not definitely known, whilst a number of other species, which clearly show the characters of the genus, have well-defined specific characters.

Stephensen (1945) mentions a Rhizocephalan parasite of *Charybdis hoplites* (Wood-Mason) from the Iranian Gulf. As long as this parasite has not been examined it must remain questionable whether or not it is specifically identical with the specimens from the Gulf of Suez described in the present paper.

RÉSUMÉ

La présente note donne la description d'une nouvelle espèce du genre *Heterosaccus*, *H. dollfusi*, parasite de *Charybdis* (*Goniobellennus*) *hoplites* (Wood-Mason) du Golfe de Suez. Les organes mâles diffèrent de ceux des autres espèces du genre en aboutissant dans un sac commun, globuleux, ne laissant pas apercevoir à l'état adulte sa double origine.

REFERENCES

- BOSCHMA, H., 1931. Die Rhizocephalen der Siboga-Expedition. Supplement. Siboga Exp., monogr. 31 bis: 1-67.
- , 1954. Rhizocephala from Indo-China I. A Parasite of the Crab *Charybdis anisodon* (De Haan). Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. Amsterdam, (C) 57: 223-229.
- , 1957a. *Heterosaccus indicus*, sp. nov., a Rhizocephalan Parasite of the Crab, *Portunus pelagicus* (L.). Annals of Zoology, Agra, 2: 1-20.
- , 1957b. The Rhizocephala of Crabs of the Genera *Charybdis* and *Thalamita*, with Notes on Parasite Specificity. Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. Amsterdam, (C) 60: 287-298.
- KAMPEN, P. N. VAN & H. BOSCHMA, 1925. Die Rhizocephalen der Siboga-Expedition. Siboga Exp., monogr. 31 bis: 1-61, pls. 1-3.

- KOSSMANN, R., 1872. Beiträge zur Anatomie der schmarotzenden Rankenfüssler. Würzburg: 1-43, pls. 1-3 (also in: Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg, 1874, **1**: 97-137, pls. 5-7).
- KRÜGER, P., 1912. Über ostasiatische Rhizocephalen. Abh. math.-phys. Kl. K. Bayer. Akad. Wiss., suppl. **2**: 1-8, pls. 1-3.
- MONOD, TH., 1938. Decapoda Brachyura (Mission Robert Ph. Dollfus en Egypte). Mém. Inst. Egypte, **37**: 91-62.
- SMITH, G., 1906. Rhizocephala. Fauna und Flora des Golfes von Neapel, monogr. **29**: i-viii, 1-123, pls. 1-8.
- STEPHENSEN, K., 1945. The Brachyura of the Iranian Gulf. Danish Scient. Invest. in Iran, **4**: 57-237.

NOTES AND NEWS

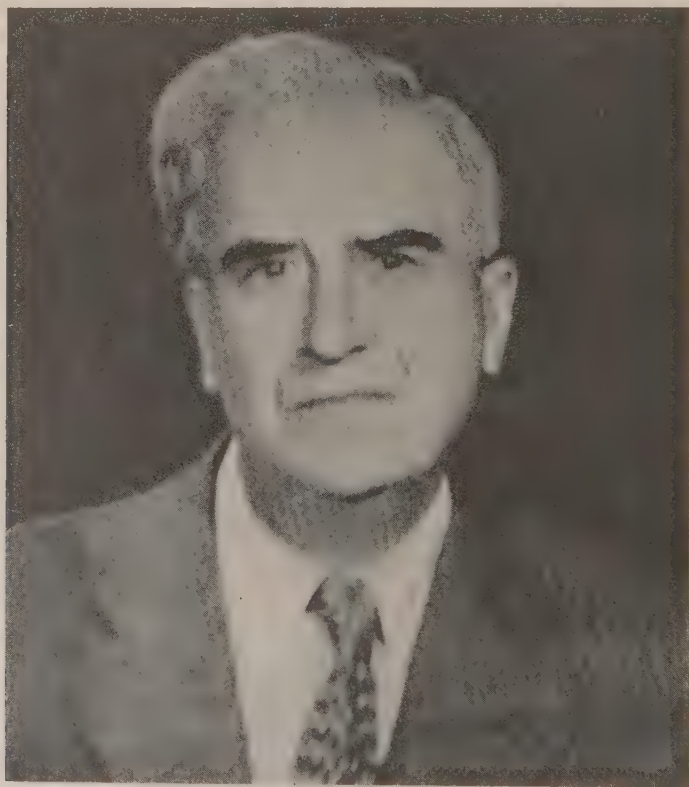
Dr. STANKO KARAMAN †

VON

Prof. Dr. ZORA KARAMAN

P.p. 138, Skopje

Dr. Stanko Karaman wurde am 8. Dezember 1889 geboren als Sohn des Biologen und Gymnasialdirektors Luka Karaman und dessen Ehefrau Anka Mladinov aus Split. Seine Schulzeit verbrachte er in seinem Geburtsort — Sarajevo — und



widmete sich nach dem Abitur (1912) dem Studium der Naturwissenschaften, zunächst in Zagreb, dann in Neapel. Nach dem ersten Weltkrieg setzte er seine Studien in Zagreb fort und promovierte im Januar 1921 zum Dr. phil. mit einer Dissertation über die Phylogenie der Cypriniden.

Als wissenschaftlicher Assistent an der Fakultät in Zagreb arbeitete Karaman über Amphibien, Reptilien und besonders Fische. Seine mazedonischen Fisch-Studien sind von grundlegender Bedeutung. Zwei Forschungsreisen nach Mazedonien bestimmten ihn, seine weitere wissenschaftliche Tätigkeit schliesslich ganz diesem Lande zu widmen. 1924 ging er als Parasitologe an das Institut für Tropenkrankheiten in Skopje und publizierte dort einige Aufsätze über Stechmücken und Helminthiasis. Zwei Jahre später gründete Karaman das Zoologische Museum in Skopje und entwickelte dort eine bewundernswert vielseitige Tätigkeit.

Er war einer der besten Ichthyologen des Balkans und beschrieb fast 60 neue Arten, Unterarten und Formen. Von gleichem Rang sind seine Untersuchungen über die subterrane Fauna, insbesondere über die Fauna des Grundwassers. Er sammelte Material von allen systematischen Gruppen, und seine Bearbeitung der Amphipoda und Isopoda ist weltbekannt. Nach seinem Material haben Spezialisten viele neue Arten beschrieben. Karaman gilt als der Begründer der subterranean Süsswasserforschung. Etwa zur gleichen Zeit leitete er den Zoologischen Garten in Skopje und errichtete an den kahlen, schlammigen Ufern der Vardar einen 120 ha. grossen englischen Park.

1934 erfolgte die Eheschliessung mit der Biologin Dr. Zora Vales, aus welcher zwei Söhne und eine Tochter hervorgingen.

1939 gelang Karaman die Herausgabe einer Zeitschrift des Skopjeer Museums, der „Annales musei serbiae meridionalis“. Nach dem Ausbruch des zweiten Weltkrieges verliess Karaman 1941 mit seiner Familie Skopje und siedelte zunächst nach Kragujevac über und ein Jahr später dann nach Smederevo (beide in Serbien), wo er das neubegründete Biologische Institut bis 1945 leitete. Trotz der schweren Kriegszeit setzte Karaman seine Forschungen unermüdlich fort. 1945 ging er mit seiner Familie nach Split und trat in den zeitweiligen Ruhestand über, da es nicht möglich war eine Anstellung am Naturhistorischen Museum zu bekommen — andere Angebote schlug er aus. Von 1950 bis 1952 leitete er dann das Biologische Institut der Jugoslawischen Akademie in Dubrovnik, Dalmatien.

Erst 1952 kehrte Karaman an sein Naturhistorisches Museum in Skopje zurück und begann nun mit grossem Eifer die wissenschaftliche Tätigkeit neu zu organisieren. Die beiden Publikationen des Museums: „Acta“ und „Fragmenta musei macedonici“ sind seine Schöpfungen, ebenso die beiden Zeitschriften „Izdaniya“ und „Folia balcanica“ des Instituts für Fischzucht in Skopje, dessen Mitarbeiter er bis zu seinem Tode geblieben ist.

Auf eigenen Wunsch wurde Karaman 1957 pensioniert. Seine Forschungen jedoch setzte er in seinem Privatlaboratorium unermüdlich fort. Unterstützt wurde er dabei von seinen beiden Söhnen, Mladen und Gordan. Beide widmeten sich später — angeregt durch das grosse Vorbild des Vaters und seine starke Liebe zur Naturforschung — dem Studium der Naturwissenschaften.

Karaman litt längere Zeit an einer Magenkrankheit und an Gelbsucht. Am 17. Mai 1959 ist er für immer von uns gegangen.

Das vollständige Schriftenverzeichnis Karaman's zählt 108 Nummern. In unter-

stehender Liste sind nur seine carcinologischen Arbeiten aufgenommen worden, worin über 120 neue Arten und Unterarten von Isopoden und Amphipoden beschrieben worden sind.

- 1929a. Beiträge zur Kenntnis der Amphipoden Jugoslawiens. Zool. Anz., **85** (9/10).
- 1929b. II. Beitrag zur Kenntnis der Amphipoden Jugoslawiens. Glasnik zem. muzeja Bosnu Herc., **41**.
- 1929c. Die Potamobiiden Jugoslawiens. Ebenda, **41**.
1930. Amphipoda, in: Zoologische Forschungsreise nach den Jonischen Inseln und dem Peloponnes . . . Sitz. ber. Ak. Wien, math.-naturw. Kl., **139**.
- 1931a. Über die Synurellen Jugoslawiens. Prirodoslovne rasprave, **1**.
- 1931b. III. Beitrag zur Kenntnis der Amphipoden Jugoslawiens sowie einiger Arten aus Griechenland. Ebenda, **1**.
- 1931c. Gammarus cari n. sp. aus Westjugoslawien. Zool. Anz., **94**.
- 1931d. IV. Beitrag zur Kenntnis der Süßwasser Amphipoden. Glasnik Naučnog društva Skopje, **9**.
1932. V. Beitrag zur Kenntnis der Süßwasser Amphipoden (Amphipoden unterirdischer Gewässer). Prirodoslovne rasprave, **2**.
- 1933a. Neue Isopoden aus unterirdischen Gewässern Jugoslawiens. Zool. Anz., **102**.
- 1933b. Microcerberus stygeus, der dritte Isopod aus dem Grundwasser von Skopje. Zool. Anz., **102**.
- 1933c. Dva nova izopoda grupe Asellus iz Jugoslavije. Spomenica Prof. Gjorgjeviću, Beograd.
- 1934a. Über zwei neue Amphipoden, Balcanella und Jugocrangonyx, aus dem Grundwasser von Skopje. Zool. Anz., **103**.
- 1934b. Weitere Beiträge zur Kenntnis Griechischer Süßwasser Amphipoden. Ebenda, **105**.
- 1934c. Die Bathynelliden von Skopje. Mitt. Höhlen- u. Karstforsch., **1934**.
- 1934d. Über asiatische Süßwassergammariden. Zool. Anz., **106**.
- 1934e. Beiträge zur Kenntnis der Isopoden-Familie Microparasellidae. Mitt. Höhlen- u. Karstforsch., **1934**.
- 1934f. VI. Beitrag zur Kenntnis jugoslawischer Süßwasseramphipoden. Zool. Anz., **107**.
- 1934g. Weitere subterane Aselliden aus Jugoslawien. Ebenda, **108**.
- 1935a. Rivulogammarus gauthieri n. sp., nouvel Amphipode dulcaquicole d'Algérie. Bull. Soc. hist. natur. Algérie, **26**.
- 1935b. VII. Beitrag zur Kenntnis der Süßwasseramphipoden. Zool. Anz., **110**.
- 1935c. Die Fauna der unterirdischen Gewässer Jugoslawiens. Verh. Intern. Ver. Limnolog., **7** (1).
- 1935d. Ein Stenasellus aus dem Grundwasser von Skopje, St. gjorgevićiljensis n. sp. Glasnik Naučnog društva Skopje, **17**.
1940. Die unterirdischen Isopoden Südserbiens. Bull. Soc. Sci. Skopje, sect. sci. nat., **22**.
- 1943a. Über serbische Niphargiden. Ac. Serbe Sci., Monogr., **134** (33).
- 1943b. Die unterirdischen Amphipoden Südserbiens. Ebenda, **135** (34).
1948. O mužjacima izopoda Stenasellus skopljensis. Prir. istraživanja (Jugosl. Acad. Zagreb), **24**.
- 1950a. Niphargus smederevanus n. sp. aus Nordserbien. Acad. Serbe Sci., Monogr., **163**.
- 1950b. Über einen Niphargus aus unseren Sümpfen. Ebenda, **163**.
- 1950c. Die Amphipoden Kleinasiens, I. Teil. Niphargus. Ebenda, **163**.
- 1950d. Ein neuer Fundort von Niphargus jovanović Karaman. Ebenda, **163**.
- 1950e. Supraniphargus ilidžensis Schäferna und seine nächstverwandten in Jugoslawien. Ebenda, **1950f**.
- 1950f. Über die kleinen Niphargus-Arten Jugoslawiens. Ebenda, **163**.
- 1950g. Zwei neue Arten unterirdischer Amphipoden von Popovo Polje in der Hercegovina. Ebenda, **163**.
- 1950h. Das Subgenus Orniphargus in Jugoslawien, I und II. Ebenda, **163**.
- 1950i. Neogammarus rhipidiophorus Catta aus unterirdischen Gewässern der Adriatischen Küste. Ebenda, **163**.
- 1950j. Über zwei Asellus-Arten aus dem Hercegovinisch-Dalmatischen Karst. Ebenda, **163**.
- 1950k. Novi amfipodi podzemne faune Grčke. Rad Jug. Akad. Zagreb, **280**.
- 1952a. Über einen neuen Asellus aus dem Grundwasser Südwest-Deutschlands. Nachr. naturwiss. Mus. Aschaffenburg, **34**.
- 1952b. Das Subgenus Stygoniphargus in Slovenien und Kroatien. Prirodoslovnik istraživanja (Jugosl. Akad. Zagreb), **25**.

- 1950e. *Supraniphargus ilidžensis* Schäferna und seine nächstverwandten in Jugoslawien. Ebenda, 1934c. Die Bathynelliden von Skoplje. Mitt. Höhlen- u. Karstforsch., 1934.
- 1952c. *Niphargus hvarensis* n. sp. aus unterirdischen Gewässern der Insel Hvar (Lesina). Ebenda, 25.
- 1952d. Beiträge zur Kenntnis der Niphargus-Arten der Hercegovina und Süddalmatiens. Ebenda, 25.
- 1952e. *Asellus aquaticus* und seine Unterarten am Balkan. Ebenda, 25.
- 1952f. Die Amphipoden und Isopoden der Vranasee auf der Insel Cres (Cherso). Ebenda, 25.
- 1953a. Die Aselliden des Ohridsees. Glasnik Biol. sekcije, (II-B), 4-6.
- 1953b. Über einen Vertreter der Ordnung Thermosbaenacea (Crustacea Peracarida) aus Jugoslawien, *Monodella halophila* n. sp. Acta Adriatica, 5 (3).
- 1953c. Über die Jaera-Arten Jugoslaviens. Ebenda, 5 (5).
- 1953d. Pontokaspische Amphipoden der Jugoslawischen Fauna. Acta Mus. Macedonici Sci. Nat., 1 (2).
- 1953e. Über subterrane Amphipoden und Isopoden des Karstes von Dubrovnik und seines Hinterlandes. Ebenda, 1 (7).
- 1954a. Über unsere unterirdische Fauna. Ebenda, 1 (9).
- 1954b. Über die jugoslawischen Arten des Genus *Monolistra* (Isop.). Ebenda, 2 (6).
- 1954c. Die Niphargiden des slovenischen Karstes, Istriens sowie des benachb. Italiens. Ebenda, 2 (8).
- 1954d. Über die jugoslawischen Stenasellus Arten. Fragmenta Balcanica, 1 (2).
- 1954e. Über die Bathynelliden Jugoslaviens. Ebenda, 1 (8).
- 1954f. Weitere Beiträge zur Kenntnis der Microparaselliden Mazedoniens, das Genus *Microcharon* Karaman. Ebenda, 1 (12).
- 1955a. Über einige Amphipoden des Grundwassers der Jugoslawischen Meeresküste. Acta Mus. Macedonici Sci. Nat., 2 (11).
- 1955b. *Asellus cavaticus* Schiödt und seine Nächstverwandten. Ebenda, 2 (12).
- 1955c. Über eine neue *Microcerberus*-Art aus dem Küstengrundwasser der Adria. Fragmenta Balcanica, 1 (16).
1956. III. Beitrag zur Kenntnis griechischer Niphargiden. Folia Balcanica, 1 (1).
- 1958a. Über die Ingolfielliden Jugoslaviens. Biološki glasnik, Zagreb, 12.
- 1958b. Weitere Beiträge zur Kenntnis der Amphipoden und Isopoden Jugoslaviens sowie Griechenlands. Ebenda, 11.
- 1959a. Über eine neue *Microcharon*-Art aus dem Karstgebiete der Herzegowina. Acta zool. Acad. Sci. Hungaricae, 4 (3/4).
- 1959b. Über eine neue Art und Unterart der Gattung *Bogidiella* aus Jugoslawien. Ebenda, 4 (3/4).
- 1959c. Über eine neue Unterart des *Niphargus tauri* (Schellenberg) n. ssp. *osogovensis* aus Jugoslawien. Hidrobiologi (Istanbul), (B) 4 (4).
- 1959d. *Gammarus* (*Fluviogammarus*) *triacanthus* Schäferna, *argaeus* Vavra und *roeselii* Gervais am Balkan. Izdanija, 2 (9).
- In Druck. *Niphargus pančići* Karaman. seine Systematik und Verbreitung. Hidrobiologi (Istanbul).
- In Druck. Weitere Beiträge zur Kenntnis der Jugoslawischen Niphargiden. Glasnik prirod. muzeja Beograd.

Eingegangen: 14. August 1959

HARPACTICIDES TROUVÉS SUR DES BRANCHIES DE CRABES

PAR

CONSTANCE A. FELTKAMP

J. J. Viottastraat 46, Amsterdam

A plusieurs reprises, Humes (1941, 1947, 1956, 1957, 1958) a signalé la présence, sur les branchies de Crustacés Décapodes, d'Harpacticides commensaux. Tout récemment, Nicholls (1958) a également décrit des Harpacticides remarquables vivant associés à des crabes.

Au cours d'un stage à Banyuls, j'ai examiné les branchies de 20 individus,

répartis en 7 espèces de Décapodes Brachyours. Il résulte de ces observations que la présence d'Harpacticides vivant associés, d'une manière spécifique, à des crabes, ne constitue sûrement pas un phénomène également distribué dans les mers du globe. En effet, 5 seulement des 20 crabes étudiés portaient des Harpacticides; ces derniers, appartenant à deux espèces banales, bien connues à l'état libre, peuvent en outre être considérés de simples visiteurs passagers de la cavité branchiale des crabes.

Les crabes suivants ne portaient aucun Harpacticide (les chiffres entre parenthèses indiquent le nombre de crabes examinés): *Pachygrapsus marmoratus* (Fabr.) (6); *Pilumnus spinifer* H. M. Edw. (1); *Xantho* spec. (5); *Maja* spec. (1); Décapode Oxystome (1); autre crabe non déterminé (1).

Des Copépodes jeunes ou indéterminables furent trouvés sur *Xantho granulicarpus* Forest (2) et *Dromia personata* (L.) (1): chacun des crabes portait un seul Harpacticide.

Sur 1 *Xantho pilipes* A. Milne Edw., j'ai trouvé 4 *Paralaophonte brevisrostris* (Claus) et 2 *Pseudobradya parvula* Sars, tandis que 1 *Maja squinado* (Herbst) hébergeait 2 *Paralaophonte brevisrostris* et 1 *Pseudobradya parvula*.

Le petit nombre d'Harpacticides recueillis, et l'absence de formes „spéciales", adaptées à une vie parasitaire, montre que, dans la région prospectée et pour les hôtes étudiés, l'existence d'Harpacticides commensaux de crabes est sûrement exceptionnelle.

OUVRAGES CITÉES

- HUMES, A. G., 1941. A new harpacticoid copepod from the gill chambers of a marsh crab. Proc. U.S. Nat. Mus., **90** (3110): 379-386.
 —, 1947. A new harpacticoid copepod from Bornean crabs. Journ. Wash. Acad. Sci., **37** (5): 170-178.
 —, 1956. *Pholetiscus rectiseta* n. sp. des cavités branchiales d'un crabe à Madagascar. Mém. Inst. Sci. Madagascar, (A) **11**: 79-84.
 —, 1957. The genus *Cancrincola* on the west coast of Africa. Bull. Inst. Franç. Afr. Noire, **19** (A) (1): 180-191.
 —, 1958. *Antillesia cardiosomae*, n. gen. and sp. from the gill chambers of land crabs... Journ. Wash. Acad. Sci., **48** (3): 77-89.
 NICHOLLS, A. G., 1957. Harpacticoid copepods commensal with crabs. Ann. Mag. nat. Hist. (12) **10**: 896-904.

Reçu: le 8 septembre 1959

PRÉSENCE DE *LICHOMOLGUS CANUI* SARS, COPEPODE CYCLOPOIDE CONFONDU AVEC *L. ALBENS* THOR. ET *L. MARGINATUS* THOR., SUR LES COTES NÉERLANDAISES

PAR

JAN H. STOCK

Zoölogisch Museum, Amsterdam

Dans la cavité pharyngo-branchiale, l'intestin et les gonades du Tunicier *Molgula manhattensis* (de Kay), on peut souvent trouver, sur les côtes néerlandaises,

un petit copépode blanc ou rosâtre. Il fut signalé pour la première fois par Möbius (1875), qui l'avait trouvé dans la Zuyderzee, au large d'Enkhuizen, sous le nom de *Lichomolgus albens* Thorell, 1860. Pourtant, Möbius indiquait déjà que certaines divergences morphologiques existaient entre les exemplaires néerlandais et les types suédois décrits par Thorell, la différence la plus importante portant sur les soies furcales qui, dans le matériel de Möbius, étaient presque aussi longues que la branche furcale et pourvues de ciliations.

Plus tard, Sars (1917) a découvert des exemplaires norvégiens présentant, entre autres différences par rapport aux *L. albens* typiques, les mêmes particularités des soies furcales. L'auteur norvégien a décrit cette forme, spécifiquement distincte de *Lichomolgus albens* Thorell, mais confondue avec cette espèce par plusieurs auteurs, notamment par Canu (1892), sous le nom *Lichomolgus canui* Sars. Cette espèce diffère du véritable *L. albens* par de nombreux détails morphologiques, déjà clairement exposés par Sars. D'autre part, Sewell (1949) a insisté sur l'ornementation différente de l'exopodite de la troisième patte, la formule chétotaxique de *canui* étant: 0-I; 1-I; III-I-5, et celle d'*albens*: 0-I; 1-I; II-I-5.

Il est hors de doute que les exemplaires de la Zuyderzee découverts par Möbius appartiennent à *L. canui*.

Tout récemment, Boschma (1956, p. 8) et Mulder (1956, p. 11) ont signalé, sur les côtes néerlandaises, la même espèce, mais l'ont mentionnée sous le nom erroné de *Lichomolgus marginatus* Thorell, 1860. J'ai pu contrôler l'unique exemplaire observé par ces auteurs: il est déposé au „Rijksmuseum van Natuurlijke Historie" de Leyde (no. Filiaal Cr. 1183) et appartient à l'espèce *L. canui*.

Dans les eaux néerlandaises, *L. canui* fut donc trouvé deux fois, et cité trois fois, mais toujours sous des noms erronés. L'espèce est d'ailleurs assez commune sur nos côtes, comme le montre la liste suivante de localités (toutes situées dans la province de Zélande) et d'hôtes:

Dans *Molgula manhattensis* (de Kay)

- Wemeldinge, sur un ponton près des écluses, par 0-1 m de profondeur. 31 août 1951.
- Kattendijke, jetée, zone intercotidale. 9 août 1959.

Dans *Molgula* spec.

- Canal de Beveland, près du pont de chemin de fer, par 0-1 m de profondeur. 30 août 1951.
- Zandkreek près de Wilhelminadorp, dans un parc à huîtres. 2 sept. 1951.
- Vlissingen, port extérieur, 28 août 1951.

Dans *Ascidella aspersa* (Müll.)

- Zandkreek, près de Wilhelminadorp, dans un parc à huîtres. 2 sept. 1951.

Dans *Ciona intestinalis* (L.)

- Vlissingen, écluse extérieure, par 5 m de profondeur. 16 oct. 1951.

OUVRAGES CITÉES

- BOSCHMA, H., 1956. Verslag omtrent het Rijksmuseum van Natuurlijke Historie te Leiden over de jaren 1950 tot en met 1954. Brill, Leiden.
- CANU, E., 1892. Les Copépodes du Boulonnais. Trav. Lab. Zool. Marit. Wimereux, 6.
- MÖBIUS, K., 1875. Copepoda und Cladocera. Exp. phys.-chem. u. biol. Unters. d. Nordsee. Jahresber. Comm. wiss. Untersuch. deutschen Meere 2-3 (1872-1873): 271-276.
- MULDER, A. F., 1956. De Wester- en Oosterschelde, tegenstelling tussen riviermond en binnenzee. Zeepaard 16 (1): 3-12.
- SARS, G. O., 1917. An account of the Crustacea of Norway, 6 (XI-XII). Cammermeyers's Forlag, Christiania.
- SEWELL, R. B. SEYMOUR, 1949. The littoral and semi-parasitic Cyclopoida, the Monstrilloidea and Notodelphyoida. John Murray Exp., Sci. Reps., 9 (2).

Reçu: le 15 septembre 1959

THE IDENTITY OF *PARTHENOPE HUMBERTII* CANTR.

BY

L. B. HOLTHUIS

Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden

Though the name *Parthenope humbertii* has been mentioned by a few authors, the status of the species has never been fully understood. The name is not even included in Sherborn's Index Animalium. Bouvier (1940, Faune de France 37: 312), when dealing with *Lambrus macrochelos* (Herbst) made the following remark: "Flipse (1930, 84) l'appelle *L. macrochelus* et lui donne pour synonyme le *Parthenope Humberti* Cant. qui m'est inconnu". Flipse (1930, Siboga Exped. 39 (c2): 84) indeed listed "*Parthenope Humbertii* Cantr." as a synonym of Herbst's species without mentioning the source of his information. As Dr. Flipse kindly explained to me (in litt.) this name was found by him in Misuri's paper (1914, Giorn. Sci. nat. econ. Palermo 30: 257) where it is cited as a synonym of *Lambrus mediterraneus* Roux, 1828 (= *L. macrochelos* (Herbst, 1790)). This, however, is not the first mention of the name *Parthenope humbertii* in carcinological literature. The oldest publication using this name is, as far as known to me, the fascicle dealing with *Parthenope* published in 1838 as part of O. G. and A. Costa's "Fauna del Regno di Napoli". In this publication Costa gave the following synonym under *Parthenope Mediterranea* (:3) : "*Parthenope Humbertii*, Giornale di Scienze Naturali di Amsterdam 1817, Corresp. di Cantr. con Temming". "Temming" is obviously an incorrect spelling of the name of C. J. Temminck, who from 1820 to 1858 was director of the Rijksmuseum van Natuurlijke Historie at Leiden, while "Cantr." doubtless stands for F. J. Cantraine, a Belgian naturalist who visited Italy and Dalmatia between 1827 and 1833 in order to make zoological collections for the Leiden Museum; Cantraine travelled in the company of J. E. Humbert, a lieutenant colonel of the Dutch Army, who himself was mostly interested in archeology. I am unable to find out what Costa meant by "Giornale di Scienze Naturali di Amsterdam", though some clue to this problem is provided by letters in the archives of the Leiden Museum, written

by Cantraine to various members of the staff of this Museum. In one of these letters is enclosed a "Catalogue des objets composant l'envoi fait de Livourne le 8 juillet 1828 d'après leur répartition dans les caisses", in which under no. 10 is listed: "Lambrus Humberti N. Je ne sais si ce Lambrus pris à Gênes dans le mois de juillet diffère du *L. spinimanus*. Dans le doute je l'ai dédié à Mr. Humbert, comme une marque de mon estime". This citation shows that the type material of *Lambrus humbertii* was collected near Genoa in July 1827 and that consequently remarks on this material can not have been published in 1817 as stated by Costa. The rest of Costa's citation is not clear either. No "Giornale di Scienze Naturali" published in Amsterdam is known to me, and I do not know of any publication containing Cantraine's letters to Temminck. A possible clue is found in a letter dated Siena, 21 August 1829, from Cantraine to J. A. Susanna, at that time administrator of the Leiden Museum. In this letter Cantraine wrote: "Je dois mille remerciements pour le souvenir que vous avez bien voulu insérer de moi dans le journal scientifique d'Amsterdam...", which doubtless refers to Susanna's (1829) paper entitled "Verslag van de belanglooze Pogingen door onze Nederlandsche Reizigers, in de laatste Tijden, ten Nutte der Wetenschap aangewend" (Report on the unselfish efforts in the interest of science made in recent times by our Dutch travellers) published in *Bijdr. natuurrk. Wetensch.* Amsterdam 4: 84-97. In this paper there is a short account of Cantraine's activities, but no species are referred to by name. A reprint was sent by Susanna to Cantraine in the beginning of 1829: the archives of the Leiden Museum contain a letter from Cantraine to Susanna, dated Siena, 16 February 1829, which at the end bears the following note in Susanna's handwriting, evidently made by him after receiving the letter: "Envoyé à Mr. Cantraine. 1e Un Exemple de ma brochure sur les sources du Musée..." In a letter to Temminck, dated Trieste, 5 February 1832, Cantraine wrote: "La mention que vous avez bien voulu faire de moi dans la préface de vos Monographies et dans le journal ou bulletin qui se publie à Amsterdam est sans doute un encouragement très flatteur pour moi". I have been unable to locate any paper by Temminck in a periodical published in Holland around 1830, in which Cantraine's collecting activities are mentioned. The above mentioned *Bijdr. natuurrk. Wetensch.* was discontinued at vol. 7 (1832), and a search in Dutch scientific and semi-scientific journals published between 1827 and 1838 failed to yield any result. It seems probable therefore that Cantraine's remark in his letter to Temminck referred to Susanna's paper, or possibly even to a paper which Temminck had written and intended to publish in the *Bijdr. natuurrk. Wetensch.*, but which because of the discontinuation of the periodical was never printed. The "Monographies" mentioned by Cantraine evidently are the various mammological and ornithological treatises written by Temminck, in which Cantraine was occasionally mentioned as a collector, but which do not contain any information on Cantraine's Crustacea. It seems safe therefore to presume that no mention of *Lambrus humbertii* has ever been published either by Cantraine or by Temminck; it remains possible, however, that Cantraine sup-

posed Temminck to have done so. It is most probable that Costa obtained the information on *Parthenope humbertii* orally from Cantraine when the latter visited Naples in 1830, in 1832, or in 1833, and that this is the reason why the remark concerning Cantraine's species in the Fauna del Regno di Napoli is so inaccurate. Unless evidence to the contrary is forthcoming, one must consider the name *Parthenope humbertii* to be first published in Costa's book in 1838. Nomenclatorial consequences there are none, *Parthenope humbertii* Costa, 1838, falls as a junior synonym of *Cancer macrochelos* Herbst, 1790.

The types of Cantraine's *Lambrus humbertii* are still extant, for the collection of the Rijksmuseum van Natuurlijke Historie contains two dry male specimens of *Lambrus macrochelos* (Herbst), with carapace breadths 48 and 54 mm, collected by Cantraine, and labelled "Méditerranée" like most of Cantraine's material. The mouth parts of the smaller specimen have been taken out on one side and pasted on a piece of cardboard; they served W. de Haan for his studies of the mouth parts of the Decapoda. A figure of the third maxilliped of this specimen was published by De Haan in 1837 on plate F of the Crustacea volume of P. F. von Siebold's Fauna Japonica, under the name *Parthenope (Lambrus) mediterranea*.

LA NÉOTENIE ET LE PROBLÈME DE LA TAILLE CHEZ LES COPEPODES *)

PAR

Mihai ȘERBAN
Institut de Spéologie, Cluj

Les Copépodes ont de nombreux représentants, appartenant surtout au groupe des Harpacticoides, dans la faune des eaux phréatiques continentales, de même que dans la faune des eaux interstitielles des côtes marines. Ces Copépodes sont remarquables par leur corps svelte et par leur taille extrêmement petite. Ils ont des dimensions microscopiques, mesurant parfois moins de 0,3 mm. Beaucoup d'espèces sont plus petites que de nombreux Protozoaires de grande taille. C'est ainsi que les Copépodes phréatobiontes, en utilisant le terme du Professeur C. Motaș (1957), se présentent comme bien adaptés aux conditions du milieu dans lequel ils vivent. Si nous nous posons le problème du mode de constitution des caractères adaptatifs chez ces animaux, nous devons répondre à une première question: leur petite taille représente-t-elle un caractère primitif ou a-t-elle été acquise par voie secondaire?

1. *Le problème de la taille.* Prenons comme point de départ l'hypothèse que les ancêtres de tous les Copépodes libres étaient de taille plus grande, et que c'est de cette taille primitive qu'ils sont arrivés aux dimensions des formes actuelles, par une diminution phylogénétique de la taille. Cette hypothèse peut être fondée sur plusieurs considérations d'anatomie comparée. Les Calanoides, qui sont de taille plus grande et réunissent un nombre plus grand de caractères primitifs que les Cyclopoides et les Harpacticoides, sont considérés par beaucoup d'auteurs comme des formes primitives (K. Lang, 1948). Cette considération ne constitue pas encore un argument suffisant pour ranger la grande taille parmi les caractères primitifs, mais de nombreuses réductions d'organes et d'appendices, que présentent les Harpacticoides par rapport aux Calanoides, peuvent être considérées sans doute comme des caractères évolués (Lang, 1948) et peuvent en même temps être mises en corrélation avec une diminution phylogénétique de la taille. Même dans le cadre des Harpacticoides, la taille moyenne des espèces appartenant aux familles primitives est plus grande que la taille moyenne des espèces aux familles plus évoluées. Ainsi, des 280 espèces décrites et figurées par G. O. Sars (1911) dans son travail, les 7 espèces appartenant à la section *Polyarthra*, d'après la systéma-

*) Note préliminaire. Communication présentée à la Session Scientifique de l'Institut de Spéologie de Bucarest, le 12 Mai 1958.

tique de Lang (1948), ont une taille moyenne de 1,50 mm, tandis que la taille moyenne des 273 espèces de la section *Oligoarthra* ne dépasse pas 0,80 mm.

Les genres d'Harpacticoides phréatobiontes, *Stenocaris*, *Paraleptastacus*, *Arenopontia* et *Parastenocaris*, sont convergents en ce qui concerne la forme cylindrique du corps et ils donnent des représentants parmi les espèces de la taille la plus petite. La forme cylindrique du corps se constitue par la réduction des plèvres des segments du thorax (Lang, 1948) et elle est donc également un caractère secondaire. Si en général nous pouvons admettre avec L. Cuénot (1951) que les simplifications d'appendices sont une conséquence de la diminution de la taille, nous ne pouvons certainement pas affirmer la même chose pour toutes les réductions des articles et de leurs annexes des extrémités des Copépodes. Bien des réductions chez les Harpacticoides sont pourtant en corrélation avec la diminution de la taille. C'est ainsi que la forme cylindrique du corps des phréatobiontes peut aussi être considérée comme une conséquence de ce phénomène. Bien entendu la fréquence plus grande du corps cylindrique chez les phréatobiontes peut être attribuée à l'avantage sélectif que ce caractère accorde probablement aux Harpacticoides qui vivent dans le milieu interstitiel.

Plusieurs espèces des genres d'Harpacticoides mentionnées plus haut, dont la taille est de 0,3 mm environ, ne sont pas seulement les plus petits Copépodes connus, mais elles peuvent être considérées aussi comme les plus petites possibles. Leurs dimensions atteignent la limite inférieure permise par le plan d'organisation des Copépodes. Une mesure assez sûre pour apprécier la limite inférieure de la taille que peuvent atteindre les espèces d'un certain groupe, dans une évolution qui conduit à une diminution phylogénétique de la taille, est donnée par la grandeur de la femelle capable de produire encore un seul oeuf (B. Rensch, 1947). Cette limite est atteinte par les Harpacticoides phréatobiontes mentionnés. Ce qui est déterminant, c'est la dimension du diamètre transversal du thorax, parce que ce diamètre permet la formation d'un seul oeuf. La forme cylindrique allongée du céphalo-thorax permet cependant la formation d'une rangée de 3-4 oeufs, chiffre qui est dans ce cas le chiffre minime théorique.

Le phénomène général de réduction phylogénétique de la taille, qui caractérise l'évolution des Copépodes, aussi bien que la colonisation du biotope interstitiel par les formes les plus diminuées, peut être expliqué sur la base de la sélection naturelle. B. Rensch (1947) constate une proportion qui s'établit entre le nombre des espèces de différents groupes d'oiseaux, de taille moyenne et petite de la faune de forêt, de quatre régions différentes du globe. Ce phénomène est analogue à la ségrégation écologique et nous pouvons parler de manière générale d'une ségrégation des espèces selon l'ordre de grandeur de leur taille.

On doit supposer que les variations élémentaires de grandeur de la taille représentent une manifestation en sens indéterminé. A l'intérieur d'un certain groupe, des lignes de direction peuvent se constituer qui mènent vers une augmentation de la taille, aussi bien que des lignes qui mènent à une diminution de celle-ci.

Très intéressants sont les résultats des recherches statistiques faites par G. W. Comita et J. J. Comita (1957) qui prouvent qu'à l'intérieur du même stade de développement larvaire d'une population de Calanoides, la compétition pour la nourriture est plus accentuée qu'entre deux stades qui sont différents par leur taille. Cela signifie que tout variant parmi les Calanoides — et nous pouvons l'admettre, parmi les Copépodes en général —, qui s'écarte de la taille moyenne du groupe est avantagé dans la concurrence pour la nourriture. Dans le cas des Copépodes, l'évolution vers une augmentation phylogénétique de la taille n'a pas été possible à cause de l'existence de nombreux autres groupes de Crustacés et d'autres animaux, dont les caractères et le plan d'organisation ont permis une évolution plus facile et plus rapide vers l'augmentation de la taille. Par contre, chaque pas réalisé par les Copépodes vers une diminution phylogénétique de la taille a ouvert continuellement de nouvelles possibilités d'existence à ces variants, arrivant finalement en concurrence avec les invertébrés inférieurs de petite taille, dont ils ont atteint la dimension, par voie secondaire.

Dans cette évolution régressive, les Copépodes ont atteint, par plusieurs représentants, la limite inférieure de la taille, permise par leur plan d'organisation. Après avoir dépassé une certaine limite, la diminution phylogénétique de la taille a amené l'apparition d'autres nouveaux désavantages sélectifs, à savoir la diminution du nombre des oeufs produits par la femelle. Ce fait suffit à expliquer la colonisation du biotope phréatique, dans lequel la destruction des larves et même des adultes peut être considérée comme bien plus restreinte que dans les biotopes libres, dans lesquels coexistent de nombreux autres animaux de taille plus grande. La colonisation du biotype phréatique a eu cependant comme conséquence de nouvelles restrictions dans la valence écologique des espèces respectives. Je considère la constitution du type des animaux phréatobiontes comme un phénomène analogue à la constitution du type troglobionte, selon l'explication donnée par G. de Lattin (1939).

D'après G. de Lattin (1939), l'évolution des animaux cavernicoles peut être conçue de la manière suivante: les caractères négatifs des cavernicoles ont apparu d'abord d'une manière mutative dans le sein d'une population de caverne, où, même si ces caractères étaient récessifs, ils ont été introduits dans la caverne sous forme hétérozygote: grâce à leur indifférence pour l'existence dans l'habitat sans lumière, ces caractères ont pu atteindre au sein de certaines populations une concentration relativement élevée et, dans ces cas extrêmes, la complète homozygotie. A partir du moment où le fond héréditaire est devenu homozygote, la valence écologique du groupe d'individus correspondant a été restreinte de façon que l'existence à la surface de la terre est devenue impossible. L'isolement, encore plus accentué par la perte de la valence écologique, peut-être aussi avec le concours des phénomènes de sélection, a conditionné finalement la constitution d'un type dégénératif unitaire, qui représente alors une espèce cavernicole achevée. D'une façon tout à fait analogue nous pouvons nous imaginer la constitution du type des Copé-

podes phréatobiontes, précisant que dans ce cas la réduction phylogénétique de la taille a pu y jouer un rôle important, sinon le rôle principal.

2. *La néoténie chez les Copépodes* est un phénomène connu de différentes familles et espèces, depuis des manifestations de petite ampleur ou localisées, (néoténie partielle), jusqu'aux modifications profondes, qui dans le cas des Copépodes parasites mènent à la modification du plan d'organisation du groupe même.

Le caractère néoténique des Copépodes a été signalé premièrement par H. M. Bernard (1892), puis par J. E. V. Boas (1896), qui cite l'auteur précédent. Le paléontologue K. Beurlen (1930) affirme aussi cette idée, puis A. Lameere (1933), R. Gurney (1942) et L. Cuénot (1951). Des données, où la néoténie a joué un rôle dans la différenciation systématique des Copépodes, nous sont fournies par: G. R. de Beer (1930 et 1954), R. Gurney (1933), R. Margalef (1949) et M. Rose et R. Vaissière (1952), et dans d'autres travaux de M. Rose.

C'est un intérêt particulier, à l'appui de cette hypothèse, que présente le travail de R. Gurney (1929), fondée sur le dimorphisme chez certaines espèces de Calanoides, dimorphisme que se manifeste par l'existence de deux formes d'adultes, sensiblement différentes par leur taille. Gurney admet l'hypothèse d'une mue supplémentaire, après que le stade d'adulte est déjà atteint, en d'autres mots, l'existence d'un 13ème stade de développement chez les Calanoides, par rapport aux 12 stades habituels chez les Copépodes.

Cette hypothèse n'est pas suffisamment fondée, mais c'est un fait établi que la majorité des Harpacticoides n'ont que 11 stades de développement.

R. Gurney (1929) montre la relation qui existe entre la taille des différents stades successifs de développement des Copépodes et il établit un facteur de croissance. Il est évident que la suppression d'un seul stade de développement amène une diminution de la taille, qui devient permanente si la suppression de stade reste définitive. Dans cette constatation, nous trouvons une première relation qui peut être établie entre la néoténie et la diminution phylogénétique de la taille. Dans le cas des Harpacticoides nous n'avons pas un phénomène de néoténie par rapport aux Calanoides, mais la suppression d'un stade larvaire intermédiaire; ce fait contribue pourtant aussi bien à expliquer leur taille plus petite. Pour pouvoir expliquer une diminution plus importante de la taille des Copépodes, en prenant comme point de départ des ancêtres d'une taille beaucoup plus grande que les formes actuelles, nous devons admettre que ces formes ancestrales parcouraient un nombre plus grand de stades de développement, en tout cas supérieur au nombre de 13. Une décision sur cette hypothèse ne pourrait être fournie que par la paléontologie, mais:

3. *La phylogénie des Copépodes* est très peu connue. Il existe une seule forme fossile qui a des affinités avec les Copépodes actuels, à savoir *Euthycarcinus kessleri* décrit par Handlirsch (1914) du Triasique de Saarbrück. Cette forme a une taille beaucoup plus grande que celle des Copépodes actuels, ayant une longueur de 50 mm. Elle a deux yeux composés et 6 paires de pattes natatoires bien développées, dont la première est interprétée par Handlirsch comme représentant le ma-

xillipède non différencié. Toutes ces pattes natatoires ont un nombre bien plus grand d'articles, aussi bien aux endopodites que, surtout, aux exopodites. Le céphalo-thorax est séparé de l'abdomen d'une manière semblable à la forme des Calanoides, et c'est à ce groupe que le fossile ressemble, plus qu'aux autres Copépodes actuels.

Il est assez difficile de comprendre la relation entre *Euthycarcinus* et les Copépodes si l'on compare le fossile avec les adultes des formes actuelles. Mais cela devient plus facile à expliquer si nous comparons les adultes des formes actuelles avec les larves hypothétiques d'*Euthycarcinus kessleri*. Ces larves ne sont pas connues et on ne connaît même pas de formes qui pourraient être attribuées comme larves à *Euthycarcinus*. Néanmoins, selon le principe des causes actuelles, nous pouvons admettre que le fossile avait un développement larvaire analogue au développement larvaire des formes actuelles. Dans leur développement larvaire, les formes actuelles acquièrent graduellement, d'un stade à l'autre, une taille de plus en plus grande et une morphologie de plus en plus complexe. Les pattes natatoires, par exemple, apparaissent et se développent, successivement, dans l'ordre antéro-postérieur, au cours du développement larvaire. Chez certaines espèces par exemple, alors que les deux premières paires de pattes natatoires sont complètement développées, dans le IV-ème stade de copépodite, la 4ème paire est encore rudimentaire, mais elle se développe complètement après deux autres mues. D'une manière analogue, nous pouvons nous imaginer le développement larvaire d'*Euthycarcinus* qui aurait pu, à un moment donné, avoir les 3 ou 4 premières paires de pattes bien développées, tandis que la 5ème paire était encore rudimentaire, pour réaliser ensuite, après plusieurs autres mues, la forme adulte du fossile. Cette larve hypothétique, mais qui a existé probablement, ressemble beaucoup mieux à la morphologie des Copépodes actuels et c'est dans ce sens que nous supposons une évolution néoténique de ce groupe de Crustacés, évolution accompagnée d'une diminution phylogénétique de la taille.

L'hypothèse peut être considérée, en concordance aussi avec la supposition exposée plus haut, que les ancêtres des Copépodes avaient un nombre plus grands des stades de développement que les formes actuelles.

4. *Essais de trouver des solutions au problème.* Le matériel paléontologique étant si pauvre, on ne peut trouver des solutions pour résoudre le problème de l'évolution des Copépodes qu'à l'aide de nouvelles méthodes de recherches des Copépodes actuels. Le Professeur M. Rose d'Alger me recommande, dans une lettre, l'étude de la néoténie expérimentale chez les Copépodes, qui va donner „des résultats de première importance”. N'ayant pas à la disposition les moyens nécessaires pour pouvoir réaliser de telles expériences, j'ai essayé néanmoins de trouver des solutions nouvelles en utilisant les données de la littérature. Dans ce but je me suis servi des planches du travail de Sars (1911) qui figurent 280 espèces de Harpacticoides.

D'après le principe des variations accidentelles nous pouvons supposer que le caractère „longueur” d'un certain organe n'a pu varier de la forme ancestrale aux

formes descendantes que dans deux sens: par allongement et par raccourcissement. Si nous admettons comme hypothèse simplificatrice que le caractère „longueur” de l'organe considéré n'a pas de valeur sélective, ou que la population des formes descendantes est écologiquement différenciée dans une mesure telle qu'elle a trouvé asile pour toute la gamme des variants — c'est le cas des groupes systématiques avec de nombreux représentants —, alors nous pouvons considérer la valeur moyenne du caractère, comme la valeur la plus probable de la forme primitive, ancestrale.

D'après la structure uniforme des antennules préhensiles chez tous les Copépodes, R. Gurney (1931) homologue les 4 ou 5 premiers articles der Harpacticoides (qui n'ont en total que 9 articles) avec les 12 premiers articles des Calanoides. Les Harpacticoides ont donc subi une réduction importante de l'antennule, qui a eu lieu surtout dans sa portion basale. Autant du point de vue anatomique que biométrique, l'antennule des Harpacticoides peut être comparée à l'antennule du stade VI de Nauplius de *Diaptomus castor* (d'après la figure de Gurney, 1931, p. 136), chez lequel les articles basaux ne sont pas différenciés. La moyenne du rapport entre la longueur de l'antennule et la longueur du céphalo-thorax chez les 280 espèces d'Harpacticoides décrites par Sars (1911) est de 0,399, valeur que nous admettons comme longueur relative probable de l'antennule de la forme ancestrale. La valeur correspondante pour le stade Nauplius VI chez *Diaptomus*, de 0,426, en est très rapprochée et nous permet de considérer l'antennule des Harpacticoides comme ayant un caractère néoténique. Des essais sont en cours pour analyser également par cette voie d'autres caractères.

Conclusions. L'évolution des Copépodes est caractérisée par la diminution de la taille. La régression néoténique, contribuant aussi à la diminution de la taille, a conféré un avantage sélectif et a eu par conséquent un important coefficient d'influence dans la constitution de la morphologie des Copépodes actuels.

L'influence maximum du facteur régression néoténique, réductions de stades de développement et régression en général, ont mené à la formation des Copépodes parasites, tandis que les formes infradiminuées ont constitué le type phréatobionte. Les termes des deux séries d'évolution extrême ont en commun la perte de la valence écologique des formes ancestrales.

SUMMARY

The evolution of the Copepoda is characterized by decrease in size. Neotenic regression, contributing also to the diminution in size, has conferred a selective advantage and has consequently exercised an important influence on the constitution and on the morphology of present day Copepoda. The maximum effect of the neotenic regressive factor, reductions in the number of developmental stages and regression in general, have led to the formation of parasitic Copepods, whilst the most minute forms have given rise to the phreatobionts. The end products of the two series of extreme evolution have in common the loss of the habits of the ancestral forms.

AUTEURS CITÉS

- BEER, G. R. DE, 1930. Embryology and Evolution. Oxford.
- , 1958. Embryos and Ancestors. 3rd ed. Monographs on animal biology.
- BERNARD, H. M., 1892. The Apodidae: a Morphological Study. Nature Series, London.
- BEURLEN, K., 1930. Vergleichende Stammesgeschichte, Grundlagen, Methoden, Probleme unter besonderer Berücksichtigung der höheren Krebse. Fortschr. Geol. u. Palaeontol., **8** (26) VIII.
- BOAS, J. E. V., 1896. Ueber Neotenie. Festschrift zum siebenzigsten Geburtstage von Carl Gegenbaur. Bd II, Leipzig.
- COMITA, G. W. & J. J. COMITA, 1957. The Internal Distribution Patterns of a Calanoid Copepod Population and a Description of a modified Clarke-Bumpus Plankton-Sampler. Limnol. & Oceanogr., **2** (4).
- CUÉNOT, L., 1951. L'Évolution biologique. Les faits, les incertitudes, avec la collaboration d'Andrée Tétty. Masson, Paris.
- GURNEY, R., 1929. Dimorphism and rate of growth in Copepoda. Int. Rev. Ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., **21** (3/4).
- , 1931. British Fresh-Water Copepoda, I. Ray Society, London.
- , 1933. British Fresh-Water Copepoda, III. Ray Society, London.
- , 1942. Larvae of Decapod Crustacea. Ray Society, London.
- HANDLIRSCH, A., 1914. Eine interessante Crustaceenform aus dem Trias der Vogesen. Verh. Zool. Bot. Ges. Wien, **64** (1/2).
- LAMEERE, A., 1933. Précis de Zoologie, III. G. Doin, Paris.
- LANG, K., 1948. Monographie der Harpacticiden. Håkan Ohlsson, Lund.
- LATTIN, G. DE, 1939. Ueber die Evolution der Höhlentierkaraktere. Sitz. ber. Ges. Naturforsch. Freunde Berlin, **1939** (1/3).
- MARGALEF, R., 1949. Importancia de la neotenia en la evolucion de los Crustaceos de aqua dulce. Publ. Inst. Biol. Aplic. Barcelona, **6**.
- MOTAS, C., J. TANASACHI & ORGHIDAN. Ueber einige neue phreatische Hydrachnellae aus Rumänien und über Phreatobiologie, ein neuer Kapitel der Limnologie. Abh. Naturwiss. Ver. Bremen, **35** (1).
- RENSCH, B., 1947. Neuere Probleme der Abstammungslehre. Enke, Stuttgart.
- ROSE, M. & R. VAISSIÈRE. Corina granulosa Giesbrecht, 1892 et Corina longifurca nouvelle espèce. Ann. Sc. Nat., Zool. (11), **14**.
- SARS, G. O., 1911. An account of the Crustacea of Norway, V. Copepoda Harpacticoida. Cammermeyers, Christiania.

DESCRIPTION AND NOTES ON THE BIOLOGY OF *LIRONECA PUHI*,
N. SP. (ISOPODA: CYMOTHOIDAE), PARASITE OF THE HAWAIIAN
MORAY EEL, *GYMNOTHORAX EUROSTUS* (ABBOTT)

BY

THOMAS E. BOWMAN
U. S. National Museum

The isopod described in this paper was discovered by Dr. William Gosline, University of Hawaii, during his studies on the biology of the host. I am grateful to Dr. Gosline for sending me the isopods and for discussing with me his observations made in the field at Hawaii.

In this paper I follow Steinberg and Dougherty (1957) in the spelling of "pereon" and its derivatives and use the terms "pereonite" and "pleonite" as recommended by Wolff (1956).

Lironeca puhi ¹⁾, new species
Pl. II, textfigs. 1-4

Female. Length, 16-23 mm. Head about 1.4 times wider than long, slightly immersed in first pereonite; anterior end bent under and ending in a rounded point between bases of first antennae. Eyes well developed.

First two pereonites subequal in length; third a little longer; fourth the longest; fifth to seventh progressively decreasing in length. Lateral parts of pereonites 2-7 produced posteriorly into rounded lobes, the lobes progressively increasing in size posteriorly. Coxal plates nearly reaching posterior margins of their segments. Rudimentary penis lobes present.

Pleonites 1-5 short, with narrow free lateral lobes about half the width of central part of pleon. Pleotelson nearly 1.5 times as wide as long, semicircular, moderately convex dorsally, surface pitted.

Antenna 1, 7-8-segmented. Antenna 2, 8-13-segmented. Both antennae bear a few plumose setae. Mandible with slender incisor, rounded and sclerotized at apex; molar blade-like, entire; palp with short third segment bearing 2 setae at apex. Maxilla 1 slender, armed at distal end with one large and 3 smaller spines. Maxilla 2 with 2 lobes at apex, each bearing a pair of recurved spines. Maxilliped with small epipod; palp 2-segmented, distal segment bearing 2 stout curved spines.

Pereopods all similar in form, increasing in length posteriorly; basis narrow;

¹⁾ "puhi", the Hawaiian name for moray eel.

only slightly expanded; ischium long; merus wider than long, produced into rounded process with thin edge; carpus with longitudinal groove into which dactyl fits, edges of ridges bordering groove minutely crenulate, inner ridge higher than

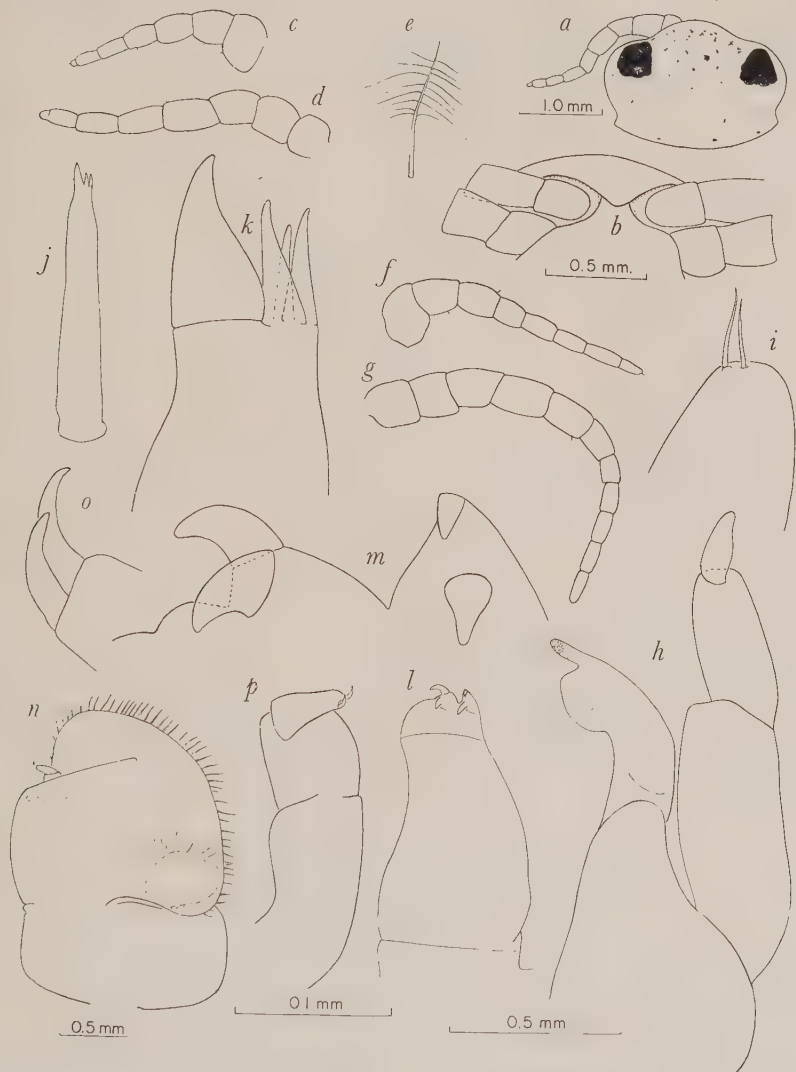


Fig. 1. — *Lironeca puihi*, n. sp.: a-o female; p, juvenile. a, head, dorsal; b, head, ventral, mouth parts omitted; c, antenna 1; d, antenna 2; e, seta from antenna 2, enlarged; f-g, antenna 1 and 2 from another specimen; h, mandible; i, apex of third segment of mandibular palp; j, maxilla 1; k, apex of maxilla 1; l, maxilla 2; m, apex of maxilla 2; n, maxilliped; o, apex of palp of maxilliped; p, maxilliped. Scales same for c, d, f, g, and n; h, j, and l.

outer in pereopods 1-3, outer higher in pereopods 4-7; dactyl curved, about as long as propodus, apex fitting into carpal groove.

Pleopods all fleshy, without marginal setae and without pleating of ramal surfaces. Outer rami much larger than inner and overlapping them anteriorly.

Appendix masculina entirely absent from pleopod 2. Rami of uropods a little longer than peduncle; inner ramus a little longer than outer; both rami narrow rounded at tips.

Male. As in other cymothoid isopods, *Lironeca pubi* is a protandrous hermaphrodite, and, compared with the female, the male is morphologically a juvenile

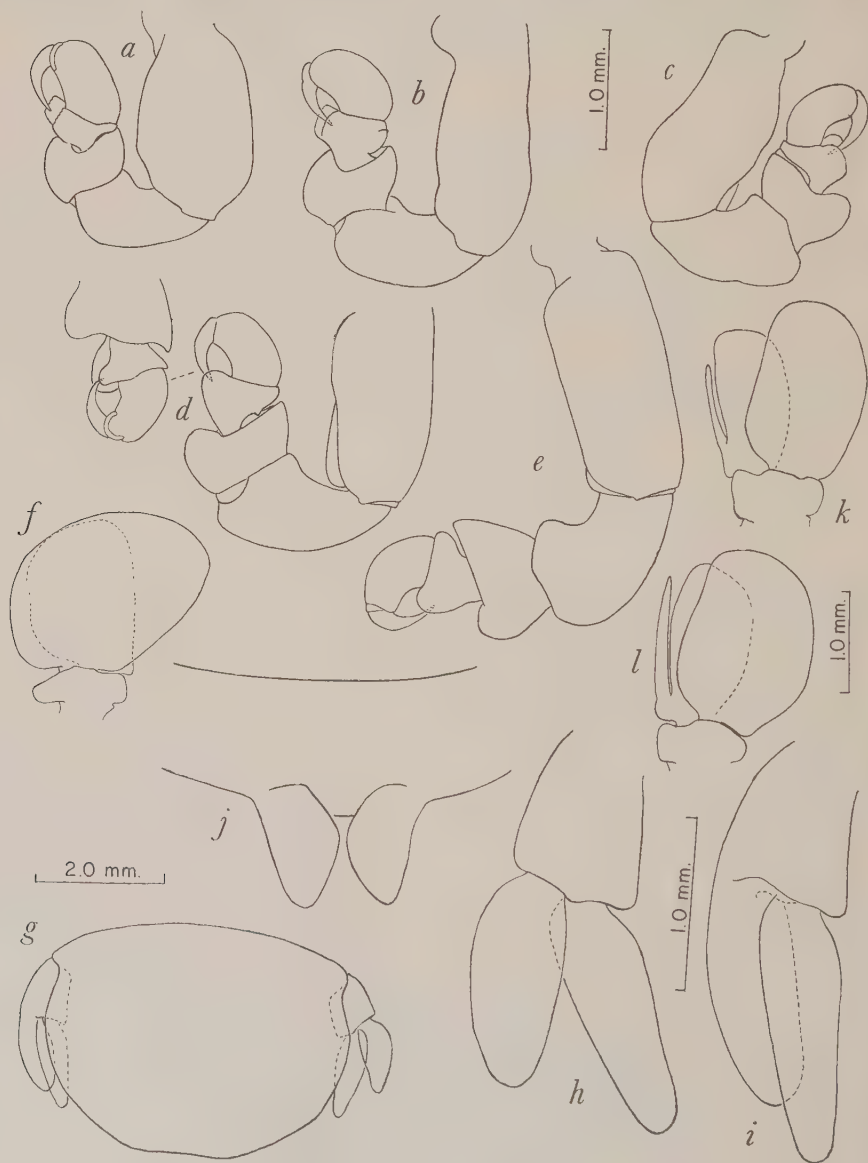


Fig. 2. *Lironeca pubi*, n. sp.: a-i, female; j-l, male. a, pereopod 1; b, pereopod 3; c, pereopod 4; d, pereopod 6; e, pereopod 7; f, pleopod 3; g, pleotelson, dorsal; h, right uropod, ventral; i, left uropod, dorsal (abnormal); j, penis lobes; k, pleopod 1; l, pleopod 2. Scales same for a-e; f and g; h and i; k and l.

Length, 9-12 mm. Pereonites without the posterior lateral lobes so characteristic of the female. Free lateral parts of pleonites less developed than in female. Paired penis lobes on ventral surface of pereonite 7. Pereonites like those of female.

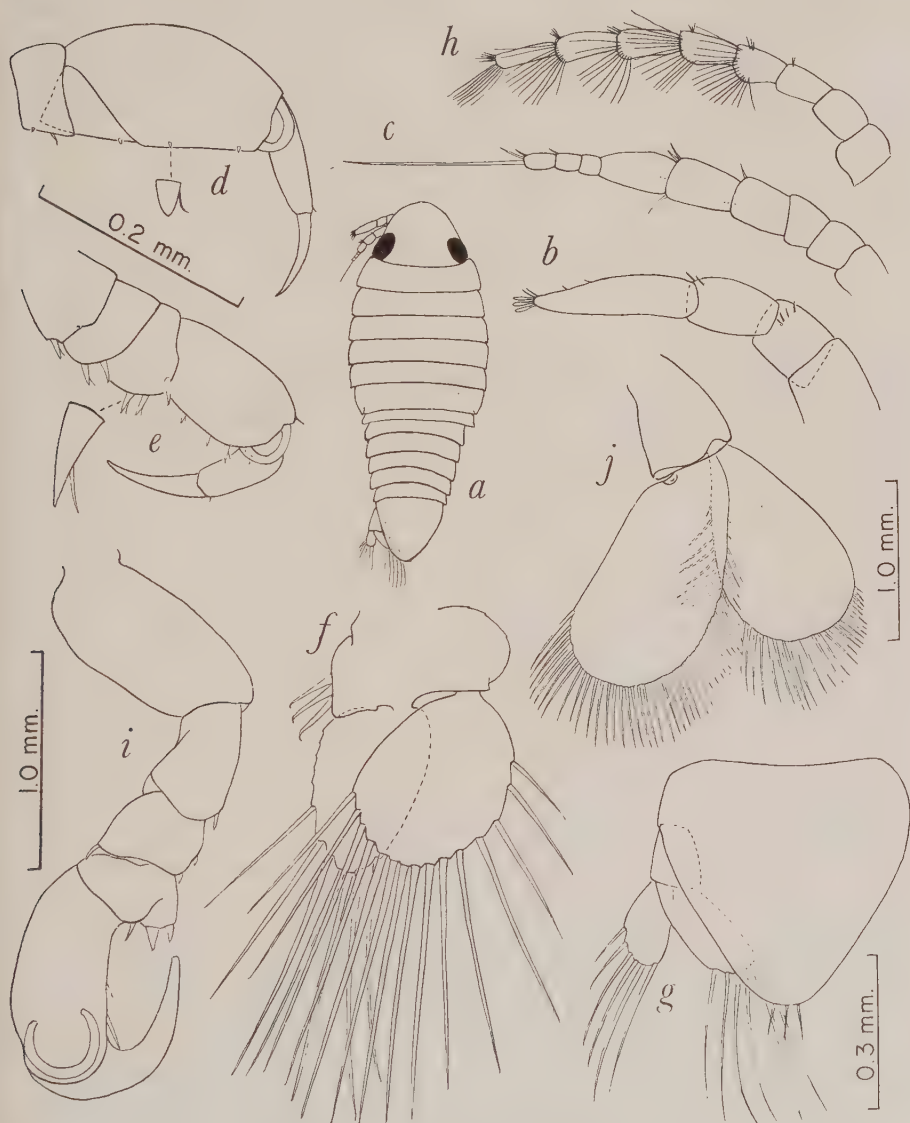


Fig. 3. — *Lironeca pui*, n. sp.: a-g, juvenile from marsupium; h-j, juvenile, 7.6 mm in length. a, dorsal view; b, antenna 1; c, antenna 2; d, pereopod 1, distal segments; e, pereopod 4, distal segments; f, pleopod; g, pleotelson and uropod; h, antenna 1; i, pereopod 2; j, uropod. Scale same for b-f; h and j.

Pleopod 2 and sometimes also pleopod 1 with appendix masculina; that of pleopod 2 more strongly developed. Uropods longer in relation to pleotelson than in female.

Juvenile. A juvenile male, 7.6 mm. in length, is the earliest post-marsupial developmental stage collected from the host. Antenna 1, 8-segmented, the 5 distal segments (flagellum) each bearing a group of long, filamentous, sensory setae near distal margin and a group of short setae on distal part of anterior margin. Pereopods with propodus about as long as basis; ridges of carpal groove armed with spines; spines also present on ischium, merus, and propodus (fig. 3, i). Pleopods without marginal setae; small appendix masculina on pleopod 2. Rami

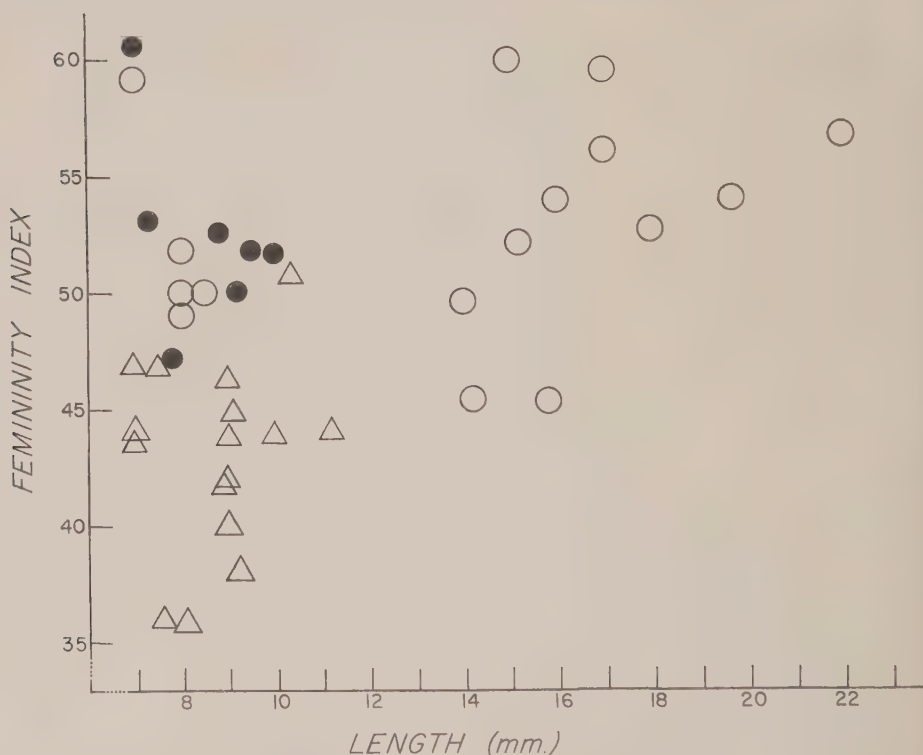


Fig. 4 — Femininity index ($\frac{\text{length}}{\text{width}} \times 100$) in *Lironeca puhi*. Open circles represent females and triangles, males, found with partners in a host's gill chamber. Solid circles represent individuals found alone in a gill chamber.

of uropods with numerous natatory setae; lateral margin of outer ramus and medial margin of inner ramus unarmed. Pleotelson without terminal setae.

Young from marsupium. Pereonite 7 very short. Pereopod 7 not formed. Antenna 1 with 3-segmented peduncle and unisegmental flagellum nearly three-fourths the length of peduncle. Antenna 2 with 5-segmented peduncle and flagellum of 4 segments; first flagellar segment nearly as long as 3 distal segments combined; terminal segment bearing a conspicuous long seta about one-fifth longer than flagellum. Pereopods without carpal groove; first 3 armed as in fig. 3, d; last 3 armed as in fig. 3, e. Pleopods with coupling spines on peduncle

and natatory setae on both rami. Uropods with 6 natatory setae on each ramus. Pleotelson with 2 (occasionally 3) terminal setae.

Types. Female holotype, USNM no. 103123; male allotype, USNM no. 103124, and 26 paratypes, collected by Dr. William Gosline from the gill chambers of the moray eel, *Gymnothorax eurostus* (Abbott), off Punaluu, Oahu, Hawaii, April 1, 1950.

Remarks. The species can be immediately recognized by the strongly developed posterior lobes of the pereonites. The structure of the pereopods, with relatively short dactyls fitting into carpal grooves, is useful for recognition, although it is also characteristic of several other species of *Lironeca*, e.g. *L. epimerias* Richardson, 1909, and *L. frontalis* Richardson, 1910. The characters of the juveniles and marsupial young may prove to be important, but very little is known about them in other species of *Lironeca*.

Natural History. *Lironeca puihi* is a common parasite of *Gymnothorax eurostus* (Abbott), the most abundant moray in the Hawaiian Islands. The incidence of infection there ranges from about 15 % to as high as 70 %. Dr. Gosline has occasionally found very similar if not identical isopods in the gill cavities of other Hawaiian species of *Gymnothorax*, but the parasite appears to be abundant only in *G. eurostus*. Morays of less than about 100-125 mm in length have not been found with parasites.

In parasitized morays both a female and a male *Lironeca* are typically found in one gill chamber, either the right or the left, while the gill chamber on the opposite side harbors no isopods. The instances where the gill chamber contained only a mature female may perhaps be attributed to the escape of the small male at the time of collection of the host. Where only a single juvenile specimen is found, it will be shown that this is a presumptive female.

The position of the female *Lironeca* is characteristic; her head is situated in the anterior part of the gill chamber, directed toward the anterior end of the host, and her dorsal surface lies against the outer wall of the gill chamber. In one instance a female was encountered lying in the opposite direction, i.e., with her head directed posteriorly and her back against the outer wall of the gill chamber.

The position of the male is more variable, but it is most frequently found in the posterior part of the gill chamber, facing toward either the anterior or posterior end of the moray. Either surface of the parasite may lie toward the outer wall of the gill chamber. Occasionally the male is situated farther forward and lies above the female.

In the gill chamber occupied by the *Lironeca*, all the gill filaments are missing except for a very few on the anterior- or posteriormost arches. Moreover, an adult female *Lironeca*, especially if the marsupium is swollen with eggs or young, fills up most of the gill chamber and must greatly diminish the flow of water through it. Oxygen uptake in the parasitized gill chamber must therefore be greatly reduced. Possibly this accounts for the fact that only one gill chamber is parasitized; parasitism of both chambers would suffocate the moray.

Whether the isopod feeds at the expense of its host is not known. Unlike the isopods of the family Aegidae, the Cymothoidae have not been shown to feed on blood although the mouthparts of the two families are very similar. Aegids are frequently found with the gut and thoracic segments distended by the mass of ingested blood; this is not true of the cymothoids. *Gymnothorax* swallows its prey whole, hence it is unlikely that its *Lironeca* feeds on fragments of the food of its host.

It seems reasonable to believe that the moray outlives its isopod parasite. If this is so, it raises the question of how the moray rids itself of the dead parasite. The female *Lironeca* cannot possibly be ejected in one piece through the small openings into the gill chamber, and it would have to decompose and partially fragment before being removed. The efficient system of ventilation of the gill chamber by the moray would prevent the accumulation of toxic products of decomposition.

Although direct evidence is lacking, it appears that after the death of the female *Lironeca*, the male transforms into a female, and a new male enters the host's gill chamber from without. Probably the mechanism discovered by Legrand (1951, 1952) in *Anilocra physodes* (L.), an external parasite of labrid fishes, also operates for *L. pubi*. Legrand found that the presence of a female *Anilocra* on the same fish as a male prolongs the male stage of the latter without completely inhibiting its conversion into a female. Such a mechanism in the case of *L. pubi* would enable the first isopod entering the gill chamber to by-pass the male stage and quickly develop into a female, while any isopod entering subsequently would remain a male for some time and only gradually acquire feminine characters. With the death of the female and the removal of her inhibitory influence, the male would rapidly transform into a female.

Evidence that this mechanism does operate in *L. pubi* is obtained from a study of the "femininity index". This index, devised by Montalenti (1941) and used by Legrand, is $\frac{\text{width}}{\text{length}} \times 100$. As the isopod loses its male secondary sex characters and transforms into a female, it becomes relatively broader, hence the femininity index is a convenient method of expressing the degree of transformation. Figure 4 shows the index for all the specimens of *L. pubi* studied, plotted against body length. Where both sexes occurred together in a gill chamber, the index was always higher in the female than in the male, averaging 52.72 for the females and 43.03 for the males. In small specimens found alone in the gill chamber, the index averaged 52.41, nearly as high as for the paired females.

In addition to the femininity index, the degree of development of the male secondary sex characters, the paired penis lobes and the appendix masculina, give evidence of the more rapid femininization of solitary individuals. Paired males had well developed penis lobes and appendices masculinae; females had no appendix masculina and rudimentary penis lobes or none at all; solitary specimens had small appendices masculinae in two cases, none in five cases, and the penis lobes varied

in development from complete absence to almost full development. This is clear evidence of the masculinizing influence of the female.

A third source of evidence is found in the condition of the melanophores. In the paired individuals the melanin was nearly or completely concentrated in the female pigment cells, giving them a punctuate appearance, while in the males the pigment was completely or partly dispersed. In five of the small solitary specimens the melanophores were punctuate; in the other two the pigment was slightly dispersed. Thus the solitary specimens resembled the females rather than the males in the condition of their melanophores. It appears that the presence of a female influences the state of the melanophores as well as the sexual development of the male.

In isopods, as in other crustaceans, the melanophores are under hormonal control (see Fingerman, 1956, for a summary of the literature on isopod color change). Since there appears to be some relation between melanophore condition and sex in *Lironca puhi*, it is reasonable to conclude that both are controlled by hormone systems, the activities of which are affected by the presence of another individual in the same gill chamber.

ZUSAMMENFASSUNG

Weibchen, Männchen und Jugendstadien des Isopoden *Lironca puhi* n. sp. werden beschrieben. *L. puhi* ist ein verbreiteter Parasit des hawaiischen moray eel *Gymnothorax eurostus*. Im allgemeinen leben ein Männchen und ein Weibchen zusammen in einer Kiemenkammer, in der die meisten Kiemenfilamente fehlen. *L. puhi* ist ein protandrischer Hermaphrodit. Es wird gezeigt, dass die Gegenwart eines Weibchens einen masculinisierenden Einfluss auf das Männchen ausübt, indem die Transformation des letzteren in ein Weibchen gehemmt wird.

LITERATURE CITED

- FINGERMANN, MILTON. 1956. The physiology of the melanophores of the isopod *Idothea exotica*. Tulane Studies in Zoology, **3** (8): 139-148.
- LEGRAND, J. J., 1951. Étude statistique et expérimentale de la sexualité d'*Anilocra physodes* L. (Crustacé isopode cymothoïdé). Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse, **86** (1/2): 176-183.
- , 1952. Contribution à l'étude expérimentale et statistique de la biologie d'*Anilocra physodes* L. (Crustacé isopode cymothoïdé). Archives de Zoologie Expérimentale et Générale, **89** (1): 1-55.
- MONTALENTI, G., 1941. Studi sull'ermafroditismo dei cimotoidi. I. *Emetha Audouinii* (M. Edw.) e *Anilocra physodes* (L.). Pubbl. Stazione Zoologica di Napoli, **18** (3): 337-394, pls. 17-20.
- RICHARDSON, HARRIET, 1909. Isopods collected in the Northwest Pacific by the U.S. Bureau of Fisheries steamer "Albatross" in 1906. Proc. U. S. Natl. Mus., **37** (1701): 75-129.
- , 1910. Marine isopods collected in the Philippines by the U. S. Fisheries steamer Albatross in 1907-8. Bureau of Fisheries Document No. 736: 1-44.
- STEINBERG, JOAN E., and ELLSWORTH C. DOUGHERTY, 1957. The skeleton shrimps (Crustacea: Caprellidae) of the Gulf of Mexico. Tulane Studies in Zoology, **5** (11): 267-288.
- WOLFF, TORBEN, 1956. Crustacea Tanaidacea from depths exceeding 6000 meters. Galathea Reports, **2**: 187-241.

A NEW PARASITIC COPEPOD OF THE FAMILY
CHONDRACANTHIDAE, *PARAPHARODES SADOENSIS*
GEN. NOV. ET SP. NOV., FROM THE SEA OF JAPAN

BY

SUEO M. SHIINO

Zoological Institute, Faculty of Fisheries, Prefectural University of Mie, Tsu, Japan.

The new parasitic copepod to be described in this note, was found in the gill cavity of a blenny, *Lumpenus macrops* Matsubara and Ochiai, taken off the coast of Sado Island in the Sea of Japan. The specimens bore in the characters of both the sexes a close resemblance to the genus *Pharodes* Illg, the only representative of the subfamily Pharodinae, family Chondracanthidae. They, however, differed from this genus in a number of points, which seem to the author to justify setting up a new genus in this subfamily.

Parapharodes gen. nov.

Body of female with metamerism suppressed, but divisible into cephalothorax, thorax and abdomen. Cephalothorax small, with a distinct carapace. Thorax produced at the sides into three pairs of lobes; first two pairs smaller in size and cylindrical, but the last pair expanded into voluminous, aliform lobes. Abdomen terminal, reduced in size. First antennae filiform, second antennae uncinat, with an accessory branch. Labrum flattened, not forming a tube. Mandibles with serrated blade. Maxillae as round lobes. First and second maxillipeds with terminal joint falcate and accompanying rudimentary endopod. Two pairs of pereopods rudimentary, placed at anterior end of the thorax and close to mouth parts. Caudal rami minute, but distinct. Egg sacs filled with multiserial eggs.

Male, a dwarf attached to the female. Cephalothorax large and succeeded by six free segments. Abdomen one-segmented. First antennae terete; second antennae hamate, with a terete accessory lobe. Mouth parts as in female. Pereiopods rudimentary, of four pairs. Caudal rami filiform.

Type species: *Parapharodes sadoensis* sp. nov.

Parapharodes sadoensis sp. nov.

Material: Four females and five males parasitic in the gill cavity of *Lumpenus macrops* Matsubara and Ochiai, taken off the village Suitsu, Sado Island, on March 12th, 1954, by Mr. Yoshiharu Homma of Niigata University. Three of the females occupied the right gill cavity, which was kept slightly open by their

presence, and one was in the left cavity. Two from the right cavity were somewhat immature. All were attached to the inner surface of the operculum and not to the gills. Four males were each associated with a female and the fifth was clinging directly to the host.

The female inserts its head into a hole made in the host skin and drives the second antennae into the tissue of the bottom of the hole so as to anchor its body. The thorax, from which the head projects at a right angle, has its ventral surface applied to the wall of gill cavity and its dorsal surface to the gills. The host skin is raised at the entrance of the hole in a circular ridge, which, closely surrounding the head of the parasite, gives added security from detachment.

One of the fully adult females is selected as holotype and its accompanying male as allotype.

Holotype: Female with egg sacs (Figs. 1, A-C & 2). Body swollen, but dorso-ventrally somewhat depressed. Length from carapace to abdomen in the mid-dorsal line 2.8, the same from the level of the anterior margins of first thoracic



Fig. 1. *Parapharodes sadoensis* gen. et sp. nov. A. female with male, ventral view; B. female, dorsal view; C. same, lateral view; D. immature female with male, ventral view; E. same, dorsal view. $\times 10$.

processes to that of the posterior margins of third processes 4.1, width across the latter processes 5.0, thickness in the centre of thorax 1.9, longer egg sacs 3.6 long and 0.9 wide (all in mm). Cephalothorax brown in alcohol. Greater part of thorax dirty yellowish brown on both surfaces, small anterior portion being somewhat paler in colour on ventral surface. First two pairs of thoracic processes yellowish white. Abdomen pale yellow except that its chitinous frame-work is brownish. Egg sacs filled with eggs of lemon-yellow colour.

Cephalothorax small, covered dorsally by a well chitinized carapace and protruding from the anterior end of thorax ventrally as a conical, somewhat posteriorly inclining projection. Carapace three fifths the median length of thorax, less than half as wide as its own length, narrowing anteriorly to the truncate frontal margin. Dorsal surface well arched and raised at posterior end in two consecutive round bulges. Ventral surface meets the same surface of thorax nearly at a right angle forming a transverse fold, in front of which the oral parts are placed.

Thorax divided dorsally by a deep groove into shorter, narrower, anterior and far longer, strongly expanded, posterior divisions. The anterior division, which is in the form of a transverse ridge on the dorsal side, encroaches to some extent upon the posterior division on the ventral side and is separated from this by a shallower groove. It is produced laterally into two pairs of claviform processes with round ends. The first of these pairs is a little longer and thicker than the second, is directed forwards and extends to some distance beyond the anterior margin of the carapace. Second pair is also turned forwards, but fails to reach the posterior margin of the carapace and originates from the thorax somewhat more ventrally than the first. The posterior division of thorax is expanded laterally into a pair of large aliform lobes, which extend laterally as well as posteriorly to a considerable distance, thus giving rise to a strong concavity on the caudal margin. These lobes are thickened dorsoventrally, more or less uneven on their surfaces, wavy on their margins and separated on the dorsal side from the central region of thorax by shallow grooves diverging backwards. The central region, reaching backwards a little beyond their bases, ends somewhat unevenly.

Abdomen attached to the posterior end of the ventral surface of thorax. It is a very small oval bulge, circumscribed at the base by a deep groove, and is subdivided on the surface into three tubercles separated one from another by a strongly chitinized frame-work. Of these tubercles, two are arranged side by side and placed in front of the third, which lies on the median line and carries caudal rami at the apex.

Slit-like gonopores are displaced to the abdomen and located just in front of and on either side of the median tubercle.

Two pairs of antennae attached to the carapace at either antero-lateral angle. First pair short, filiform, indistinctly six-segmented and ending in a tiny spinule. Second pair so strongly chitinized as to become dark brown in colour and produced at the apex inwards as well as outwards into sharply pointed processes, thus exhibiting an anchor-like appearance; inner process much the stronger, curved

near the tip backwards and downwards, the outer process shorter, simply acuminate and not curved. Mouth parts crowded together in the posterior region of the ventral surface of the carapace. Labrum transversely oblong oval, overlapping the mandibular blades and not forming a tube. Mandible swollen at the base, attenuated apically to form a narrow blade with fine marginal denticulation. Max-

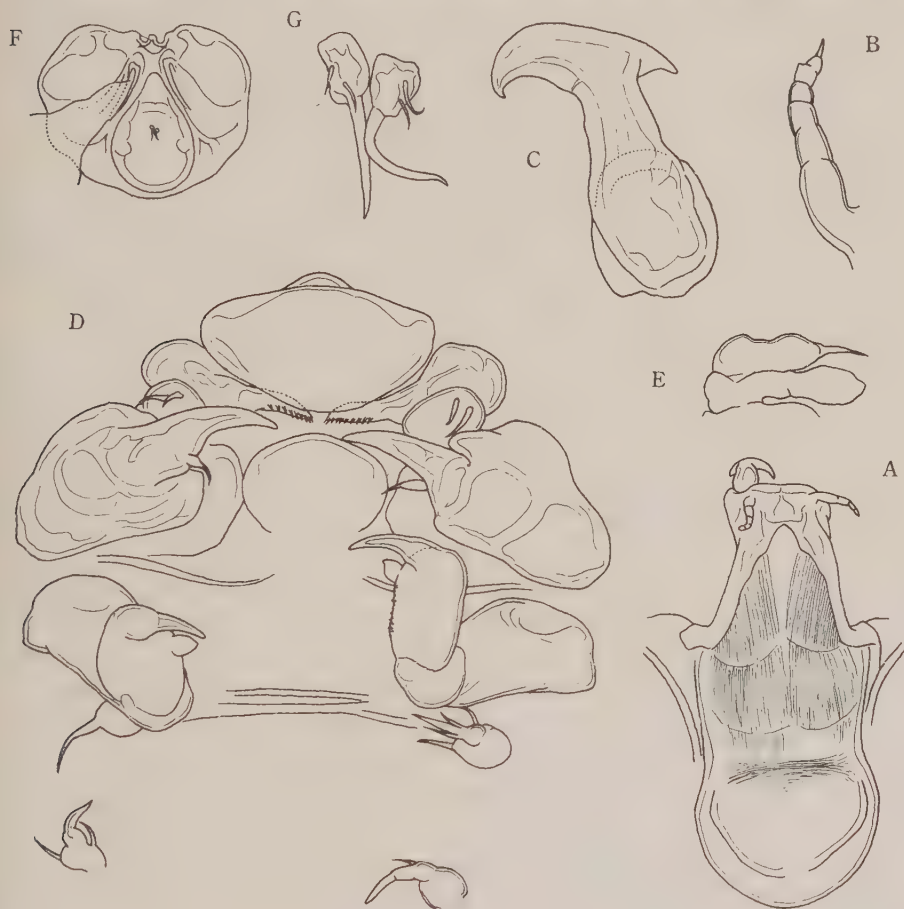


Fig. 2. *Parapharodes sadoensis* gen. et sp. nov., female. A, carapace, dorsal view; B, first antenna; C, second antenna; D, mouth parts and pereiopods in situ (labrum, mandibles, maxillae, first and second maxillipeds and two pairs of pereiopods); E, second pereiopod from paratype; F, abdomen in ventral view; G, caudal rami. A, F $\times 40$, B, C $\times 170$, D, E, G $\times 340$.

illa placed close behind the mandible and reduced to a mere rounded lobe bearing two short spines. First maxilliped located behind the maxilla, indistinctly two-segmented; basal segment strongly swollen and terminal one slender, falciform, acuminate at the tip and furnished near the base with a thin, short, spine-tipped endopod. Labium represented by a low, oval swelling, interposed between the first maxillipeds. Second maxilliped at a short distance from the first, obscurely four-segmented and geniculated twice; first segment longer and stouter than others,

second much shorter, third longer, but still shorter than the first, to which it stands at right angles, granulated on inner margin and provided subterminally with an oval, bluntly pointed accessory lamina; fourth segment arising from the end of the third, with which it meets at right angles, falciform and acuminate terminally.

Rudiments of two pairs of pereopods present at the anterior end of the thorax and only slightly behind the mouth parts. Each pereopod consists of a knoblike base and narrower, shorter apex, ending in a short spine, with which one or several feeble hairs are associated. They are variable in constitution and occasionally bilobed (Fig. 2, E).

Other pereopods absent. Caudal rami very minute and composed of a short peduncle with two fine spinules and a much longer, thicker, terminal spine. Egg sacs longer than body, banana-shaped and packed with thousands of multiserial round eggs.

Allotype: Male (Fig. 3). Body strongly curved ventrally, retaining much of the copepod structure. Length along mid-dorsal line (excluding antennae and caudal rami) 1.08, the same along mid-ventral line 0.65, carapace 0.30 wide, 0.34 thick (all in mm). Colour in alcohol white, without any pigment.

Cephalothorax hemispherical, larger than any of succeeding segments. First free thoracic segment indistinctly demarcated from cephalothorax, which it equals in width and thickness. It is slightly shorter than this in the length along the mid-dorsal line and much shorter along the mid-ventral line. Second segment abruptly narrowed and succeeding ones gradually diminishing in length and width from the anterior to the posterior except the last, which is longer than the preceding. Boundary between every two consecutive segments distinct on all sides.

Two pairs of antennae at anterior end of cephalothorax and separated from mouth parts by a considerable distance. First pair short, rod-shaped, indistinctly segmented; second segment much shorter than first and surmounted by a number of short spinules. Second antenna curved inwards like a hook, ending in a narrowly pointed tip and having on the outside of their base a filiform appendix, which resembles the first antenna in appearance, but is longer and extends forwards a little beyond the hook; the appendix is indistinctly three-segmented and tipped by a stout spine as well as by a small number of feeble ones. Labrum quadrate in shape. Mandible with serrated blade. Maxilla a round lobe, bearing two setae. First maxilliped more or less distinctly segmented; first segment thickened and second acuminate at the tip, nearly straight and carrying an endopod in the form of a slender spine. Second maxilliped three-segmented; second segment of the female being unrepresented; first segment elongate, second shorter, with a tiny accessory lamina and with granulation on inner surface, and third slightly curved, falciform.

First three and fifth thoracic segments provided each with a pair of spine-tipped rudiments of pereopods, which are variable in constitution. Caudal rami

elongate, ending in a filiform spine and bearing a much shorter, feeble spinule on the outside near the base.

Immature female (Fig. 1, D & E): Length in the median line 2.9, the same from the level of the anterior ends of first thoracic processes to that of the hinder ends of third processes 4.2, width across these latter 3.2 (all in mm). Colouration as in the adult.



Fig. 3. *Parapharodes sadoensis* gen. et sp. nov., male. A, lateral view; B, first antenna; C, second antenna; D, a part of labrum with underlying mandible; E, maxilla; F, first maxilliped; G, second maxilliped of left side; H, same of right side; I, first pereopod; J, second pereopod; K, third pereopod; L, fifth pereopod; M, caudal rami. A $\times 80$, B, C, E, I-L $\times 485$, D, F-H, M $\times 340$.

This form differs from the adult in having much smaller third lateral expansions of the thorax, which form together with the central region an inverted U-shape. It does not carry egg sacs.

Remarks: There is not the slightest doubt that the new species bears a closer relationship to the genus *Pharodes* than to any other known genera of the family Chondracanthidae, since it has the thorax strongly dilated towards the sides so as to form paired expansions, the possession of which constitutes one of the most

characteristic features of this genus. It can safely be assigned to the subfamily Pharodinae proposed by Illg (1948) not only on this account, but also because it agrees with *Pharodes* in that the two pairs of pereopods are not developed into the large-sized, bilobed structures, with which the other chondracanthids are supplied.

The new species shows, however, some important differences from *Pharodes*. First, it lacks the medio-posterior dilatation of the thorax, which in that genus extends backwards far beyond the abdomen. Accordingly, the abdomen is attached in the new species to the posterior end of the body and not to the middle of the thorax as *Pharodes*. Secondly, two pairs of pereopods are retained in the form of extremely minute, setose tubercles at the anterior end of the thorax. In *Pharodes*, large, round, paired, ventral bulges in the central region of the thorax are interpreted by Wilson (1935) as the pereopods. As Illg (1948) entertains a certain doubt about their true nature, these bulges may not be true limbs, but simply elevations of the body surface. Since very rudimentary pereopods are found in the new species, it is likely that they may also be detectable in *Pharodes* in a similar condition. More careful examination of the post-oral region under high power magnification may reveal their presence or absence. Thirdly, the thorax carries in the anterior region two pairs of rod-shaped processes. These are recognizable in *Pharodes* only by a single pair situated on either side of the carapace, which is not so distinctly demarcated from the thorax as in the present case.

Unlike the condition in *Pharodes*, the second antennae are not simple hooks but bear an outer accessory branch and resemble an anchor in shape. The labrum is a flattened lamella not forming a proboscis-like structure. The mandibles have a serrated margin instead of an entire one as in species of *Pharodes*, those of the male of *Ph. banyulensis* Delamare Debutteville are, however, said to be serrated. The maxillae, which are absent from this genus except in the latter species (palpe-mandibulaire of this author), are present.

Concerning the characters of the male, the distinctness in the metamerism of the thorax and the presence of the pereopods are characteristics of the new species. The presence of the filiform appendix in the second antennae is in agreement with *Pharodes*; but it is better developed. Besides the morphological differences the male of the new species differs from that of *Pharodes* also in that it attaches itself to the body of the female. In *Pharodes*, this sex is never found clinging to the other sex, but directly to the host's skin. The differences here enumerated may justify the establishment of the new genus and species for the parasite.

ZUSAMMENFASSUNG

Der neue, hier beschriebene parasitische Copepod wurde in der Kiemenkammer eines *Lumpenus macrops* Matsubara und Ochiai gefunden, der vor der Küste der Sado Insel im Japanischen Meer gefangen worden war. Die erbeuteten Exemplare zeigten in beiden Geschlechtern eine grosse Ähnlichkeit mit der Gattung *Pharodes* Illg, dem einzigen Repräsentanten der Unterfamilie Pharodinae, Familie Chondracanthidae. Andererseits unterscheiden sie sich aber von dieser Gattung in einer Anzahl von Charakteren, was die Errichtung einer neuen Gattung innerhalb der genannten Unterfamilie zu rechtfertigen scheint: *Parapharodes* n. gen., mit *P. sadoensis* n. sp.

REFERENCES

- BRIAN, A., 1940. Sur trois Copépodes parasites de poissons des côtes algériennes. Stat. Aquicult. & Pêche Castiglione, **1**: 11-18.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE, C., 1950. Sur la biologie des Chondracanthidae (Crustacés Copépodes). C. R. Ac. Sci. Paris, **232**: 117-119.
- , 1951. Présence de la sous-famille des Pharodinae Illg (Copépodes Chondracanthidae) en Méditerranée et remarques sur la classification et la biologie des Chondracanthidae. Arch. Zool. Exp. Gén., **87**: 139-151.
- ILLG, P. L., 1948. Pharodinae, a new subfamily of Chondracanthidae (Crustacea: Copepoda), and a description of *Pharodes biakensis*, n. sp., from New Guinea. Journ. Wash. Acad. Sci., **38**: 404-412.
- RICHIARDI, S., 1882. Descrizione di una nuova specie del genere Chondracanthus. Zool. Anz., **5**: 504-505.
- VANEY C. & A. CONTE, 1900. Sur un Chondracanthide nouveau parasite de *Clinus argentatus* Riss. Rev. Suisse Zool., **8**: 95-105, pl. 10.
- WILSON, C. B., 1935. Parasitic Copepods from the Dry Tortugas. Carnegie Inst. Washington Publ., **452**: 329-347, pls. 1-6.

FIVE PEDUNCULATE CIRRIPEDS FROM THE WESTERN PACIFIC, INCLUDING TWO NEW FORMS

BY

WILLIAM A. NEWMAN

Department of Zoology, University of California, Berkeley

This paper deals with five barnacles representing three families of the sub-order Lepadomorpha (Iblidae, Trilasmatidae, and Heteralepadidae) from the Western Pacific Ocean. One of the species (*Heteralepas utinomii* sp. nov.) is from deep water off the east coast of Tasmania. The remaining four are littoral forms from Micronesia: two, [*Paralepas palinuri urae* subsp. nov. and *Octolasmis lowei* (Darwin, 1851)] from Kapingamarangi Atoll, and two, [*Ibla cumingi sibogae* (Hoek, 1907) and *Octolasmis cor* (Aurivillius, 1892)] from Truk.

Two of the five forms reported on in this paper are new to science, while three are long established species. The latter are redescribed here. This has been done because older descriptions may lack essential details, and because synonymies are involved. It is hoped that redescriptions will aid in establishing the exact taxonomic status of these species, which in turn will lead to a better understanding of their zoogeographic relationships.

I would like to extend my thanks to Dr. D. P. Henry who courteously gave me the specimen described here as *Heteralepas utinomii*; and to Dr. Cadet Hand for the heteralepid and the Slipper Lobster, *Parribacus*, containing *Octolasmis lowei* which he collected at Kapingamarangi Atoll. I am also grateful to Dr. Hand for his encouragement during the course of this study and for his criticism of the first draft of the paper. I would like to thank Dr. Huzio Utinomi for his generous gift of reprints from his important papers on Pacific Cirripedia and for his personal communications, especially concerning the genus *Ibla*. Thanks are due Dr. Fenner Chace of the United States National Museum for the identifications of the decapod crustaceans that played host to three species described in this paper. The barnacles collected by the writer were taken while employed as a teacher at Truk, Caroline Islands.

FAMILY IBLIDAE

1. *Ibla cumingi sibogae* (Hoek, 1907) Figs. 1-2.

Ibla cumingi Darwin, 1851.

Ibla sibogae Hoek, 1907, p. 48, pl. IV fig. 20-22, pl. V fig. 1-8.

Ibla cumingi f. *sibogae* Annandale, 1911, p. 229; Annandale, 1916, p. 131, pl. VII fig. 8-9.

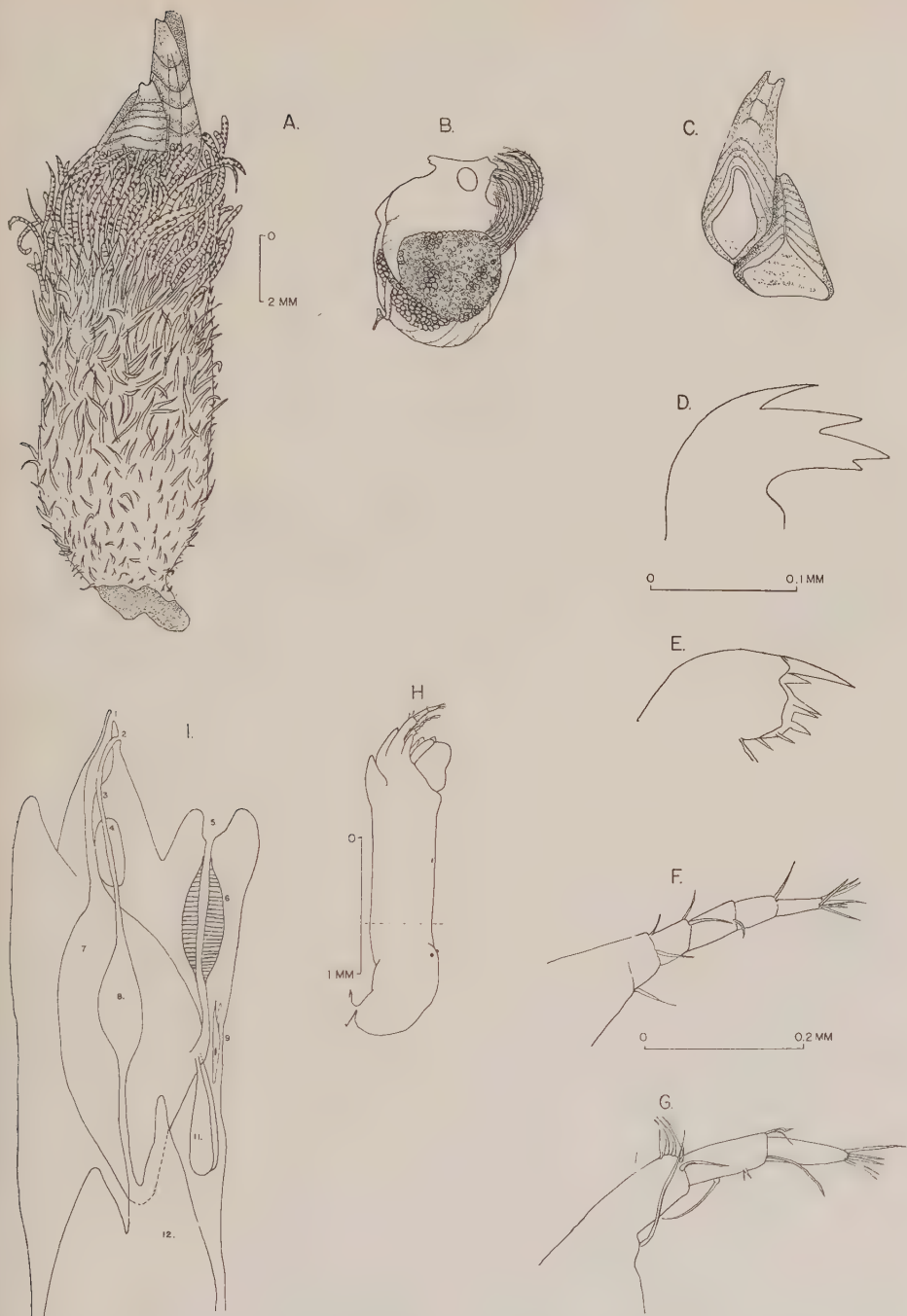


Fig. 1. — *Ibla cumingi sibogae* (Hoek, 1907). A, Female. B, Ovigerous female which has been removed from the capitulum and is still contained within the mantle sac. Note the minute male attached within the mantle sac. C, Tergum and scutum (internal view). D through G, Male appendages: D, Mandible. E, Inner maxilla. F, Cirrus I. G, Cirrus II. H, Male. I, Schematic of internal structures of male: 1, anus. 2, genital aperture. 3, ejaculatory duct (paired). 4, rectal gland (?). 5, mouth. 6, pharynx. 7, stomach. 8, seminal vesicles (paired). 9, dorsal ganglion and "eye" spot. 10, deleted. 11, digestive glands (paired). 12, testis. (A through C same scale. D and E same scale. F and G same scale).

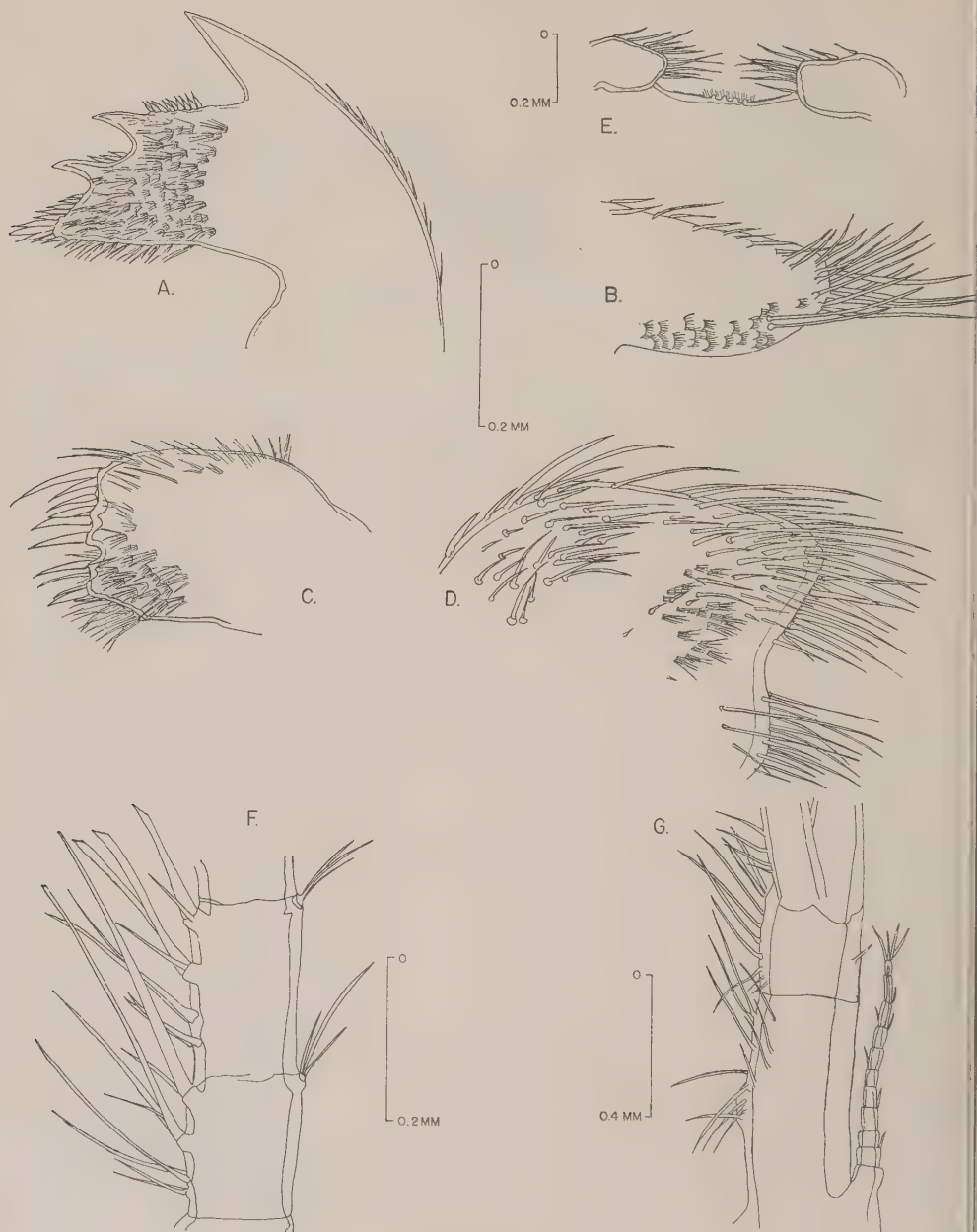


Fig. 2. — *Ibla cumingi sibogae* (Hoek, 1907). A through G, Female appendages: A, Mandible. B, Palp. C, Inner maxilla. D, Outer maxilla. E, Labrum with mandibular palps. F, Intermediate segments of VI cirrus. G, Peduncle of VI cirrus and the caudal appendage. (A through D same scale).

Locality: Moen Island, Truk, Caroline Islands. Intertidal on basaltic rock and occasionally on limestone, associated with *Tetracrita* and *Chthamalus*. Occurrence sparse, a few individuals in groups or singly. This represents the most easterly record for this genus. Nearest locality record at Palau (Hiro, 1937b) nearly 1200 miles west of Truk. Specimens described here were collected by the author.

Description: Sexes separate; dwarfed male attached to female within mantle cavity (fig. 1B). Female large, as much as 20 mm high. Capitulum and peduncle fusiform, clothed in long flexible chitinous spines (fig. 1A). Valves four in number, horny and impregnated with lime, bordered by a bluish purple color (fast in alcohol). Capitular spines ringed at intervals with the same color, the pattern being the same as that described for *Ibla cumingi* by Darwin (1851). Mouth trophi (fig. 2A-D) and chaetotaxis (fig. 2F-G) as described for *I. sibogae*. Labrum (fig. 2E) supports three to six knob-like teeth in a border of fine hair. Lesser curvature of sixth cirrus having four pairs of setae per article (fig. 2F), the two distal large pairs of setae being accompanied by a lesser spinule. Counts for articles of cirri and caudal appendages of four specimens given below.

Cirrus:		I	II	III	IV	V	VI	Caudal appendages:
1. Ant. ramus:		11	18	19	22	21	24	16 and 11
Post. ramus:		13	19	21	24	23	25	
2. Ant. „ :		12	18	19	22	24	23	10 and 12
Post. „ :		14	18	20	22	25	25	
3. Ant. „ :		12	22	23	23	23	—	19 and 17
Post. „ :		18	24	21	23	24	—	
4. Ant. „ :		9	18	17	20	20	22	13 and 13
Post. „ :		14	17	18	20	—	22	

The male (fig. 1H) is essentially identical to that described for *I. sibogae* by Hoek and differs conspicuously from that described by Darwin for *I. cumingi*.

Remarks: Hoek (1907) recognized differences between various specimens of *Ibla* collected by the Siboga Expedition of 1899-1900. On the basis of these differences he described a new species, *Ibla sibogae*. He pointed out that certain characters that separate it from *Ibla cumingi* are occasionally shared by both species. Annandale (1911) examined a large series of *Ibla* from the Indian Ocean. He concluded that Hoek's *I. sibogae* was merely a form of Darwin's *I. cumingi*. Subsequent authors, e.g. Krüger (1911), Nilsson-Cantell (1921 and 1938) and Hiro (1937 a and b) have recognized the *I. cumingi-sibogae* synonymy but have not made varietal or subspecific distinctions for the forms they have had the opportunity to examine. We cannot ascertain what form Krüger (*op. cit.*) illustrated, other than to suspect it to be the subspecies *I. c. cumingi* on the basis of the toothless and hairless nature of the labrum. Nilsson-Cantell (1921) and Hiro (1937a) were clearly dealing with the subspecies *I. c. cumingi* which generally has but three pairs of setae on each segment of the sixth cirri. The second mandibular tooth figured by Nilsson-Cantell (*op. cit.*) shows a lack of pectination, a character

most typical of the subspecies *I. c. cumingi*. Although these authors were certainly dealing with different forms, no author other than Annandale described great variability in the particular sample he was working on. *Ibla* taken at Truk, although sharing some characters with both known subspecies, are particularly uniform within themselves. One might consider them an intermediate form or a separate subspecies. However, because of their geographic locality, their uniformity, and their stronger resemblance to Hoek's variety, I propose that they be assigned to the subspecies *I. c. sibogae* for as yet not enough is known of the complex to place them in a subspecies of their own.

FAMILY TRILASMATIDAE

2. *Octolasmis cor* (Aurivillius, 1892) Fig. 3.

Dichelaspis cor Aurivillius, 1892, p. 124; Monod, 1922, p. 268, fig. 1 (synonymy).

Octolasmis cor, Barnard, 1924, p. 58.

Locality: Moen Island, Truk, Caroline Islands. Extremely numerous on gills of *Scylla serrata* (Forskål) inhabiting mangrove swamps. This is, to my knowledge, the most eastern extent of its known range. The specimens were collected by the author.

Description: Capitulum ovoid, slightly compressed, semitransparent, smooth in young (fig. 3A); dotted with symmetrically arranged amber chitinous beads in older specimens (fig. 3D). Form of valves variable, for the most part dependent upon age (fig. 3 A-D). Carina deeply forked in young forms, the dorsal arm becoming proportionately longer with growth. Arms of scutum nearly separated by a constriction. Occludent arm dominant in young with basal arm becoming proportionately heavier and unequally bifid in older specimens. Peduncle cylindrical, slightly wrinkled, transparent, becoming beaded with age in the same manner as the capitulum. Mandible (fig. 3E) with five major teeth, not including the inferior angle. Third and fourth tooth unequally bifid, fifth tooth rudimentary. Inferior angle bifid, cleft supporting a small tooth. Inner maxilla (fig. 3F) not notched, supporting about six strong spines irregularly interspaced with spinules. Outer margin without border of fine setae. Labrum (fig. 3H) bullate, crest toothed in much the same manner as that of *O. angulata* figured by Hiro (1937a) however, lateral teeth conspicuously modified. Teeth backed by minute hairs. Cirri heavily setose (fig. 3G). Setae on lesser curvature occur in pairs, those on greater curvature few, rudimentary.

	Cirrus:	I	II	III	IV	V	VI
Young stage	Inner ramus:	5	11	11	10	10	10
(Fig. 3B)	Outer ramus:	5	11	12	10	10	10
Old stage	Inner ramus:	5	10	11	10	10	10
(Fig. 3D)	Outer ramus:	5	9	10	11	10	10

Caudal appendages (fig. 3G) well provided with setae. Penis prominent, thick, tapering slightly throughout its length and abruptly at its tip, few apical sensory

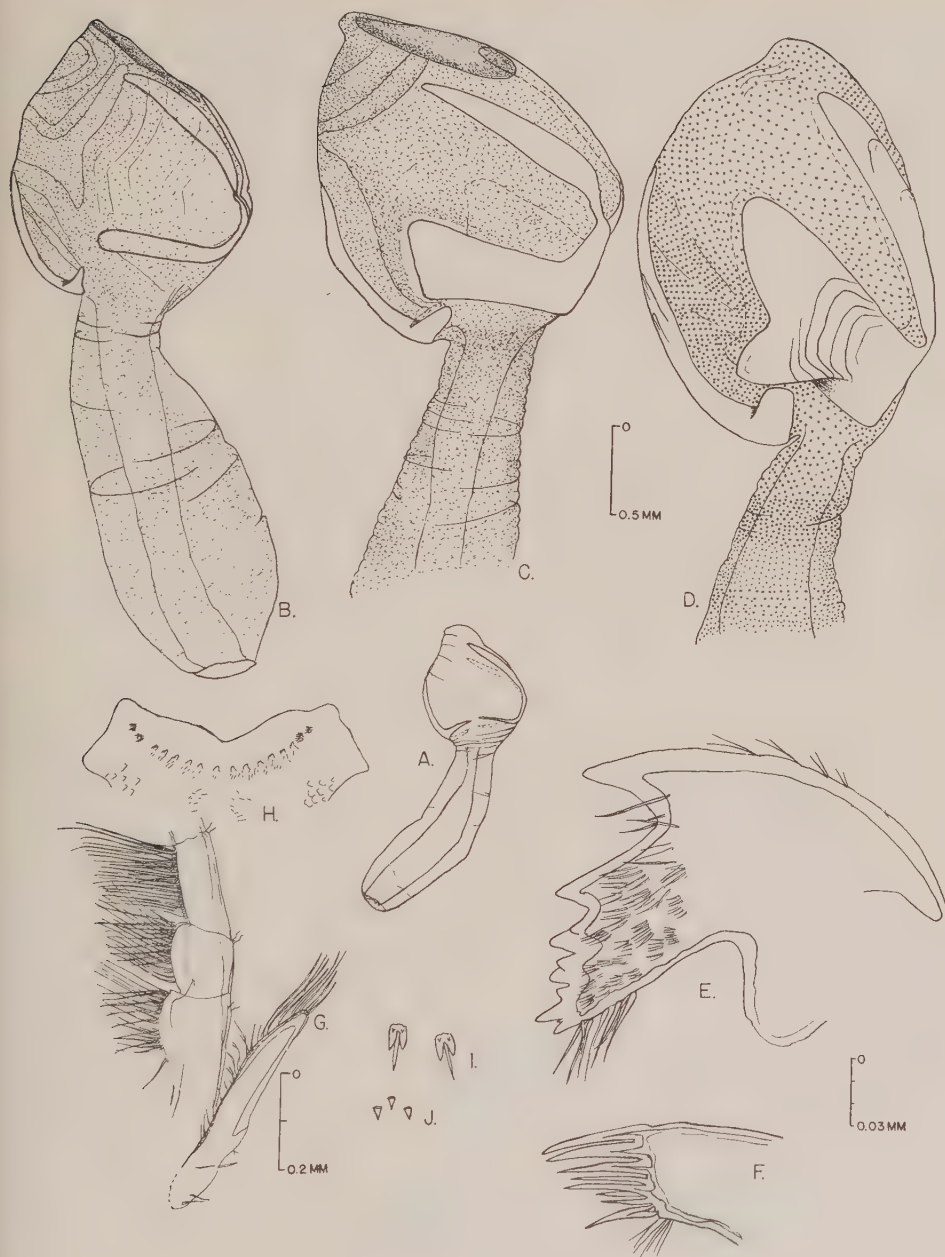


Fig. 3. — *Octolasmis cor* (Aurivillius, 1892). A through D, Successive growth stages. E, Mandible. F, Inner maxilla. G, Basal segment of VI cirrus and the caudal appendage. H, Labrum. I, Apical spines on penes. J, Spines clothing penis. (A through D same scale. E, F, and H same scale. I and J oil immersion).

hairs, surface clothed with closely spaced simple triangular spines (fig. 3J) directed basally and complex spines (fig. 3I) near apex, as figured by Monod (1922).

Remarks: Several hundred of these barnacles, in various stages of development, were obtained from the gills of a single crab. Typical individuals from successive stages in this series are depicted in figure 3. It will be noted that considerable change in the form of the valves occurs with growth. No appreciable change was detected in the chaetotaxis or trophi in the individuals examined. It is interesting that sexual maturity, as reflected by ovigerous individuals, occurs in the "juvenile" growth form depicted in fig. 3B. It is perhaps because of the changes in form, due to growth, that the synonymies of this species are somewhat uncertain. More emphasis must be placed on the nature of the mouth parts and other appendages.

3. *Octolasmis lowei* (Darwin, 1851) Fig. 4.

- O. lowei*, Nilsson-Cantell, 1938, p. 11 (non *O. aymonini* (Lesson, 1874)); Krüger, 1911, p. 40, fig. 77-81; Hiro, 1937a, p. 424, fig. 14.
O. trigona (Aurivillius, 1894). Krüger, 1911, p. 40; Hiro, 1937a, p. 424.
O. uncus Pearse, 1951, p. 369, fig. 77 k.
O. brevis Pearse, 1951, p. 370, fig. 77 j.

Locality: Kapingamarangi Atoll, outer reef front, Ringutoru Islet, 6 specimens (several ovigerous) in branchial chamber and on the gills of the Slipper Lobster *Parribacus antarcticus* (Lund), collected by Dr. Cadet Hand of the University of California, August 2, 1954.

Description: Capitulum (fig. 4A) laterally compressed, integument smooth, translucent, flesh colored. Carina deeply forked. Scutum not separated into two portions, basal arm well above capitulo-peduncular junction, not quite overlapping basal arm of carina. Tergum fully "U" shaped. Peduncle smooth, with few wrinkles, distinct from capitulum. Animal attached, not only by its base, but along the side of the capitulum as well. Mandible (fig. 4C) with five teeth, not including inferior angle. Third and fourth tooth unequally bifid. Fifth tooth rudimentary. Inferior angle bifid, cleft supporting a small spine. Inner maxilla (fig. 4D) notched, spines of superior portion in tridentate cluster; inferior portion straight, supporting about 7 spines. Labrum (fig. 4E) moderately bullate, crest hairless but supporting row of sharp teeth. Cirri (fig. 4B) densely setose, setae occurring in pairs on the lesser curvature of each ramus of all cirri except the first. A single mature specimen had the following articles on the rami:

Cirrus:	I	II	III	IV	V	VI
Inner ramus:	6	11	12	10	11	11
Outer ramus:	7	12	13	11	12	11

Caudal appendage (fig. 4B) with a few very long setae. Penis thick, tapering gradually throughout its length; surface relatively smooth, marked by fine closely spaced transverse folds in the cuticle (not annulated in the regular sense), clothed sparsely with short flattened hairs, without spines. Apex pointed with a tuft of bristles slightly below the summit. A reticulum of longitudinal muscle clearly visible beneath the cuticle.

Remarks: Emphasis has been placed by early workers on the configuration of the plates in separating species of this genus. It has turned out that valve form is extremely variable while unfortunately nearly fifty species have been described

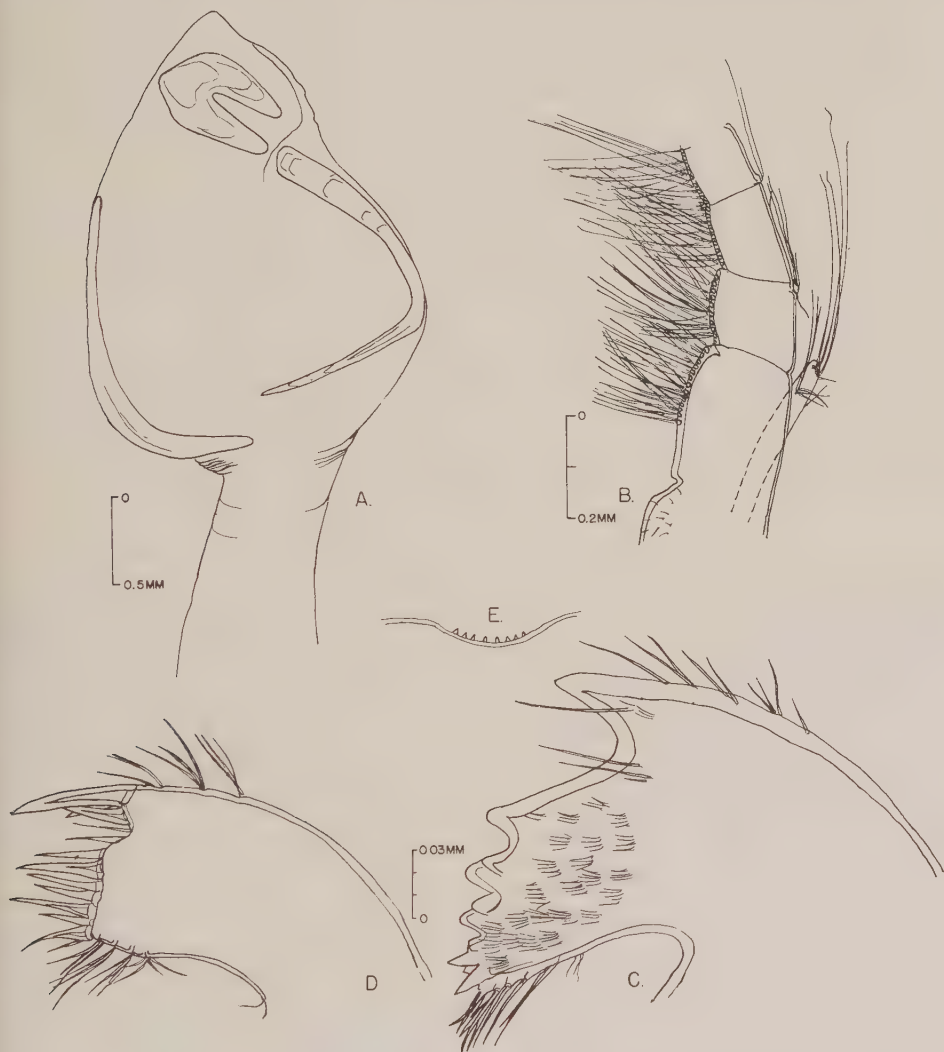


Fig. 4. — *Octolasmis lowei* (Darwin, 1851). A, Mature form. B, Basal segments of VI cirrus and caudal appendage. C, Mandible. D, Inner maxilla. E, Labrum.
(C through E same scale)

primarily on the basis of this character. Many of these are now recognized as synonymous; not all on a firm basis however. Annandale (1909) began the grouping of the synonymy of *O. lowei* when he placed *O. trigona* and *O. vaillanti* with *O. sinuata* and suggested the close affinities of *O. sinuata*, *O. mulleri* and *O. aymonini* to *O. lowei*. Barnard (1924) has placed Annandale's *O. sinuata*

grouping with *O. neptuni* and suggests that perhaps all the above named species, and *O. darwini*, should be placed under *O. lowei*. Nilsson-Cantell (1927 and 1938) placed *O. darwini*, *O. neptuni*, *O. aymonini*, *O. trigona*, *O. mulleri*, *O. vaillanti* with *O. lowei* and suggested that perhaps even *O. geryonophila* should be included in this group. Hiro (1937a) disagrees with Nilsson-Cantell (1927) in regard to *O. aymonini* and *O. geryonophila*. The former he separates on the basis of several internal characters and I think that there is little question that he, and Krüger (1911) as well, has shown *O. aymonini* to be a distinct species. In regard to *O. geryonophila* on the other hand, I cannot agree with Hiro until the mouth trophi are described; for otherwise, this form is very similar to *O. lowei*. Brian and Dartevelle (1954) have avoided the synonymy problem in their description of *O. lowei*. Hiro (*op. cit.*) separates the *O. lowei* complex into two groups: f. *lowei* containing *O. lowei*, *O. darwini*, *O. sinuata*, *O. trigona*, and *O. mulleri* [to this group I would retain *O. geryonophila*, as did Nilsson-Cantell (*op. cit.*) and include Pearse's (1951) *O. brevis* and *O. uncus* until they are fully described], and f. *neptuni* containing *O. neptuni* and *O. vaillanti*. The form described here resembles most closely the species *O. darwini* of de Filippi (1861), as described by Hiro (*op. cit.*) This makes it the least modified of the f. *lowei* series.

FAMILY HETERALEPADIDAE

Heretofore this family consisted of the single genus *Heteralepas* Pilsbry (1907b) with *Heteralepas rex* (Pilsbry, 1907a) as the type. In the same paper Pilsbry (1907b) established two subgenera. These he thought eventually would be considered as full genera. Annandale (1909) and Broch (1922) also felt that the subgenera would inevitably be elevated to the generic level. Pilsbry placed *Heteralepas rex* as the type species for the subgenus *Heteralepas* and *Heteralepas percarinata* as the type species for the subgenus *Paralepas*. I consider these to be two separate genera which can be distinguished from one another as indicated below.

Heteralepas

1. Inner rami of cirri V and VI atrophied.
2. Articles of cirri (except cirrus I and inner rami of V and VI) rectangular, generally half again as wide as long, see fig. 5B.
3. Cirri long (as many as 90 articles).
4. Lesser curvature of cirri supporting large pair of setae and one or two lesser pairs from the same origin. Greater curvature supporting a few unpaired setae, see fig. 5B.

Paralepas

1. Rami of cirri V and VI normal, sub-equal.
2. Articles of cirri (except cirrus I) square, often as long as or longer than wide, see fig. 6C.
3. Cirri relatively short (generally less than 25 articles).
4. Lesser curvature of cirri supporting semi-circle of weak setae or spines. Greater curvature supporting semi-circle of strong spines, see fig. 6C.

No intergrades are known to occur between these two genera of the Heteralepadidae. The degree of difference, as seen above, is almost as marked as the differences between several distinct families of Lepadomorpha, and it is certainly better marked than the differences between many well established genera. Therefore, there is adequate justification for the separation of these two forms at a higher taxonomic level, as other authors have suggested, and they are recognized here at the full generic level of difference.

Heteralepas Pilsbry, 1907b s. str.

1. *Heteralepas belli* (Gruvel, 1901)
2. „ *cornuta* (Darwin, 1851)
3. „ *cygnus* Pilsbry, 1907
4. „ *dubia* Broch, 1922
5. „ *gigas* (Annandale, 1905)
6. „ *battaii* Hiro, 1937
7. „ *indica* (Gruvel, 1901)
8. „ *japonica* (Aurivillius, 1894) var. *alba* Krüger, 1911
9. „ *lankesteri* (Gruvel, 1901)
10. „ *malaysiana* (Annandale, 1905)
11. „ *microstoma* (Gruvel, 1901)
12. „ *nicobarica* Annandale, 1909
13. „ *ovalis* (Hoek, 1907)
14. „ *percnicola* Hiro, 1931
15. „ *quadrata* (Aurivillius, 1894)
16. „ *rex* (Pilsbry, 1907)
17. „ *tenuis* (Hoek, 1907)
18. „ *utinomii* sp. nov.
19. „ *vetula* Pilsbry, 1909

Paralepas (Pilsbry, as subgenus)

1. *Paralepas dannevigii* (Broch, 1922)
2. „ *distincta* (Utinomi, 1949)
3. „ *globosa* (Hiro, 1936)
4. „ *intermedia* (Hoek, 1907)
5. „ *lithotryae* (Hoek, 1907)
6. „ *minuta* (Phillipi, 1836) *americana* (Pilsbry, 1953)
7. „ *morula* (Hoek, 1907)
8. „ *nodulosa* (Broch, 1922)
9. „ *palinuri* (Barnard, 1924) *urae* subsp. nov.
10. „ *pedunculata* (Hoek, 1883)
11. „ *percarinata* (Pilsbry, 1907)
12. „ *reticulata* (Annandale, 1914)

13. „ *rosea* (Hiro, 1938)
14. „ *scutigera* (Broch, 1922)
15. „ *tuberosa* (Nilsson-Cantell, 1932)
16. „ *typica* (Nilsson-Cantell, 1921)
17. „ *xenophorae* (Annandale, 1906)

Incertae sedis: *Alepa tubulosa* Quoy and Gaimard, 1834. Broch (1922) suggests that this name be dropped.

4. *Heteralepas utinomii* sp. nov. Fig. 5.

Locality: University of Washington, Oceanography Department label reads: "East coast of Tasmania, on scutum of *Smilium nudipes* Annandale, from 250 fathoms, 25-VII-54, Collector 'Aquila' K. Anderson." The single ovigerous specimen came to me from Dr. Guiler of the University of Tasmania via Dr. Dora P. Henry of the University of Washington. The animal is named after Dr. Huzio

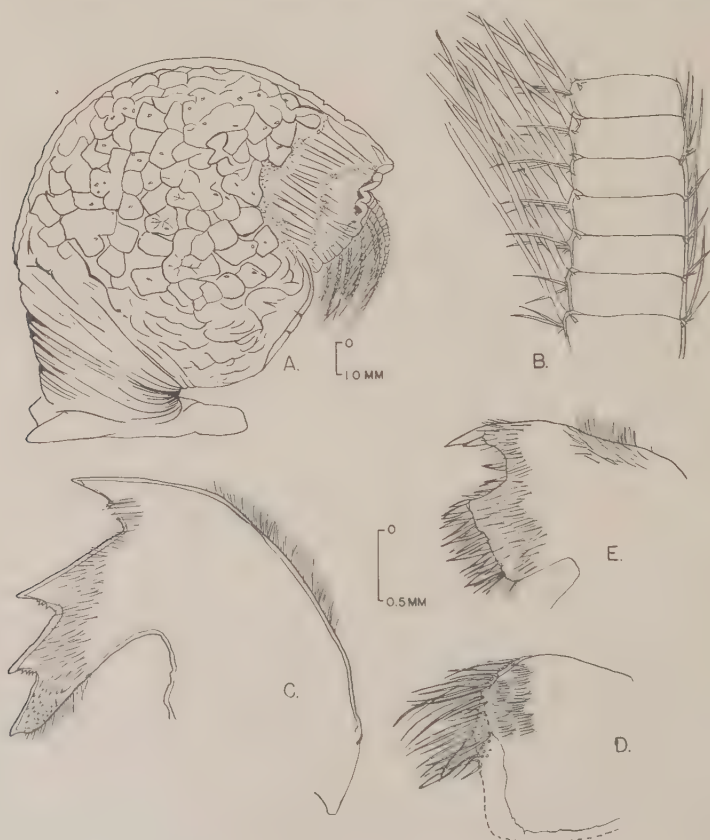


Fig. 5. — *Heteralepas utinomii* sp. nov. A, Mature form. B, Intermediate segments of the outer ramus of the V cirrus. C, Mandible. D, Outer maxilla (inferior angle damaged). E, Inner maxilla. (B through E same scale).

Utinomi (Fujio Hiro prior to 1949) in recognition of his numerous contributions to the knowledge of Pacific Cirripedia. Holotype: U.S.N.M. Cat. no. 102885.

Description: Capitulum globular, laterally compressed; wall thick, gelatinous, roughened by low warts, with low carinal crest extending from the orifice to the peduncle and low scutal crest extending from the orifice but not quite reaching the peduncle. Scuta absent but integument raised at points of attachment of the adductor muscle. Orifice large, nearly $\frac{1}{2}$ capitular length, diamond shaped, lips crenate, not meeting at scutal junction. Peduncle about $\frac{2}{3}$ as wide and about $\frac{1}{3}$ as long as capitulum, heavily wrinkled, expanding into a broad flat pad for attachment. Labrum simple, without teeth. Mandible (fig. 5C) with four teeth, each with a few irregular spinules along its lower border. The inferior tooth is clothed with short spinules. Inner maxilla (fig. 5E) deeply notched; superior portion with group of three spines; notch supporting slender spines; inferior portion straight and strongly spined; lower angle of inferior portion with a brush of fine setae. Outer maxilla (fig. 5D) quadrate, rounded at corners, supporting long setae along the cutting edge. Penis long, tapering, distinctly annulated, without small rivet-like structures. Filamentary appendage simple, ensiform. Inner rami of cirri V and VI atrophied. Cirri II through IV with long subequal rami, nearly equal in length to the outer rami of cirri V and VI. Cirrus with unequal rami; outer rami short, broad, and densely setose. Inner ramus nearly normal. Barbs of plumose setae of both rami shorter than the width of the setae which bear them. The articles of all cirri tend to fuse proximally. It is difficult to distinguish between fused and unfused portions, due to the gradual transition between the two, and only the total counts are given.

Cirrus (Holotype):	I	II	III	IV	V	VI	Caudal appendage:
Inner ramus :	28	58	60	69	20	27	8
Outer ramus :	17	63	68	78	90	80	

Lesser curvature of cirrus V (fig. 5B) supports one pair of long, one pair of short, and one pair of minute setae, from a nearly common base, on each segment. At the base of the long pair of setae a spinule arises. The greater curvature at each articulation supports a graded series of three or four relatively short setae.

Capitulum: Height 16 mm, width 11 mm, depth 16 mm.

Peduncle: Length 6 mm, diameter 8 mm.

Color: In alcohol: pale buff.

Remarks: Of the nineteen members of the genus *Heteralepas* the species *H. japonica* (Aurivillius, 1894), *H. lankesteri* (Gravel, 1901) as described by Gravel (1905), *H. malaysiana* (Annandale, 1905) and *H. rex* (Pilsbry, 1907a) are quite similar to one another and to the form described above. Our species is most similar to *H. malaysiana*. In gross proportions, it is greater in breadth and rounder in profile. The upper angle of the orifice is not peaked. Internally, the rami of cirrus I of *H. malaysiana* are said to be short and slender while in this species

they are broader than any of the other rami, and although the outer ramus is short (about $\frac{1}{2}$ the length of the inner), the inner ramus is at least $\frac{3}{4}$ ths as long as the longest ramus of the other cirri. The penis of *H. malaysiana* is said to be indistinctly annulated. In our specimen, annulations are readily apparent, becoming more pronounced distally. Finally, our species possesses a distinct narrow crest or ridge along the occludent margin of the capitulum, an important character in its diagnosis. It should also be mentioned that *H. malaysiana* was taken in Gaspar Strait in the Malay Archipelago, some 40 latitudinal degrees north of the east coast of Tasmania.

5. *Paralepas palinuri urae* subsp. nov. Fig. 6.

Locality: Kapingamarangi Atoll. Intertidal. Outer reef Ringitoru Islet. Collected by Dr. Cadet Hand of the University of California, August 3, 1954—two ovigerous and one juvenile specimens on maxilliped of the spiny lobster *Panulirus penicillatus* (Olivier). *Ura* is the native word for lobster. Holotype: U.S.N.M. Cat. No. 102886. Paratype: U.S.N.M. Cat. No. 102887.

Description: Capitulum globular, slightly compressed, thin, smooth, soft, without carinal ridge or crest. Orifice slit-like, $\frac{1}{3}$ capitular length, lips slightly protuberant and crenulate (fig. 6A and B). Peduncle $\frac{1}{3}$ as wide and $\frac{2}{3}$ as long as capitulum and distinct from it; slightly wrinkled, slender, tapering distally, and banded by two or three narrow low chitinous ridges. Scuta (fig. 6B) as distinct triangular chitinous blocks imbedded in the integument on either side of the lower angle of the orifice. These are separated from each other by a distance equal to the length of the orifice. Mandible (fig. 6E) with four nearly equal teeth, the lower margin of each tooth pectinate. Inner maxilla (fig. 6D) divided into superior and inferior portions by a deep narrow notch. The superior portion tridentate, a central strong tooth bordered by two lesser ones. Upper margin of the notch pectinate. Notch supports a few spinules. Cutting edge of the maxilla has two strong teeth (equal in size to the strongest of the tridentate group above) interspersed with a few spinules. Penis long, tapering, distinctly annulated with minute rivet-like structures (fig. 6G) placed irregularly along its length. Filamentary appendage trilobate: anterior lobe ovate, with acute tip; of the two posterior lobes, one is long (ensiform), while the other is but a small triangular lappet. Cirri relatively short, outer rami nearly half again as broad as the inner rami (except for cirrus I); rami of cirri I, V, and VI subequal in length, while outer rami of cirri II, III, and IV are noticeably shorter than inner despite nearly equal number of articles. Basal portion of all cirri made up of fused articles.

Cirrus (Holotype):	I	II	III	IV	V	VI	Caudal	appendage
Inner ramus: Distinct	4	7	10	10	11	9	8	8
Fused	4	3	4	5	2	3	2	3
Total	8	10	14	15	13	12	10	11

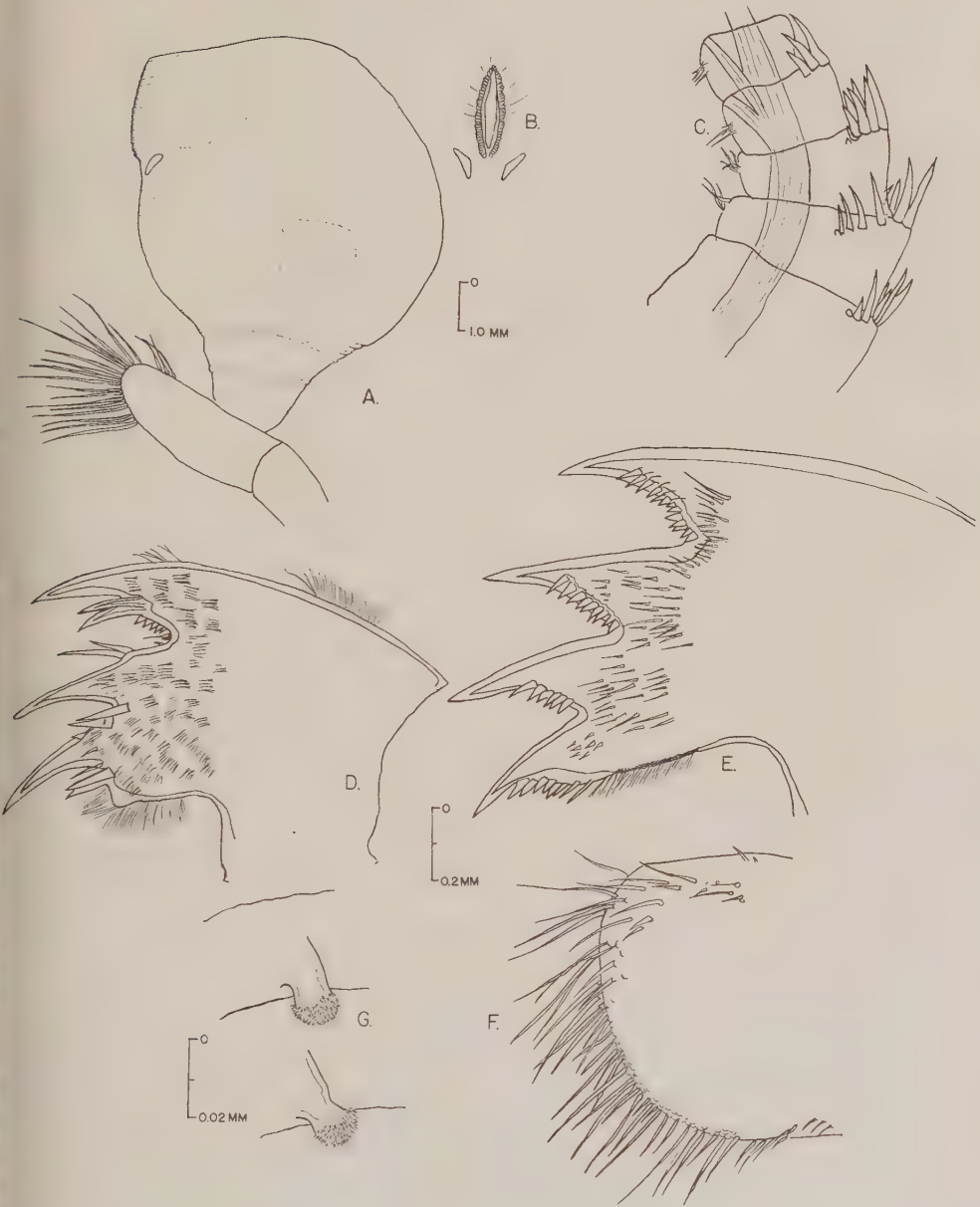


Fig. 6. — *Paralepas palinuri urae* subsp. nov. A, Mature form attached to maxilliped of the Spiny Lobster. B, Crenulated lips of aperture and scuta. C, Intermediate segments of outer ramus of V cirrus. D, Inner maxilla. E, Mandible. F, Outer maxilla. G, Rivet-like structures on penis. (C through F same scale).

Outer ramus: Distinct	3	8	10	10	11	10
Fused	5	3	3	4	2	3
	—	—	—	—	—	—
Total	8	11	13	14	13	13

Rami of cirrus I with plumose setae. Articles of cirri II to VI sparsely setose around each anterior semicircle. Intermediate segments of cirrus V support posterior semicircle of eight strong spines on the outer ramus (fig. 6C) and five slightly weaker spines on the inner ramus. This pattern of spines seen on other cirri (except the first) with minor variations in count. Labrum with crest supporting 12 regularly spaced major teeth with single minor tooth set between each. Lateral angles set with five to seven minor teeth.

		Specimen I (Holotype)	Specimen II
Capitulum:	Height	11 mm	13 mm
	Width	8 mm	10 mm
	Depth	11 mm	12 mm
Peduncle:	Length	4.5 mm	3 mm
	Average diameter	4 mm	5 mm

Color: Alive: yellow with red stripe along carinal border
In alcohol: white

Remarks: The form described here resembles ten of the 17 species of the genus *Paralepas* known to me. It can be separated from seven of these in that they either lack scuta or have a carinal keel or crest. *Paralepas minuta*, *P. xenophorae* and *P. palinuri* cannot be distinguished by such characters, however.

Paralepas minuta occurs in deep water on the spines of certain sea urchins. It is very small (4 to 7 mm high) and has curiously shaped scuta (reminiscent of *Paralepas rosea*). These differences as well as differences in the mouth trophi separate it from our form.

Paralepas xenophorae also occurs in deep water and is attached to shells. It would appear to be a somewhat variable species in light of Utinomi's (1958) synonymy of *P. scutiger* and *P. typica* with it. In any event, our species differs conspicuously in the pectination of the first mandibular tooth, in the development of the inferior angle of the mandible into a strong tooth, the relatively deeper notch of the maxilla, and the much smaller number of articles of all cirri.

Paralepas palinuri (Barnard, 1924) most closely resembles the form described here in appearance and in habitat. Barnard's barnacle occurs on spiny lobsters in the shallow waters of South Africa. The lack of figures in the original description is compensated for by his excellent written description. His species differs from ours in that the lips of the orifice are neither crenulate nor slightly protuberant; the peduncle is not ringed; the labrum is irregularly toothed; the inferior margins of the mandibular teeth have but a few spinules; there are but two spines on the superior portion of the maxilla; the anterior portion of the cirri supports dense

short bristles and the posterior portion supports six stout spines at each articulation; and in the color *in vivo*. However, I feel at this time that the form described here and *P. palinuri* are closely related and should not be separated from one another at more than the subspecific level of difference. If, upon re-examination of Barnard's material, (no figures were given in the original description), investigators decide to separate this form from his, it would not be too surprising, for the spiny lobster plays host to several recognizable distinct species of heteralepids.

RÉSUMÉ

Cinq Cirripèdes Pédonculés du Pacifique occidental sont décrits dans cet article. Pour trois d'entre eux, il s'agit de localités nouvelles, et les deux autres sont des formes nouvelles. Les trois espèces provenant de localités nouvelles sont redécrites parce que chacune possède plusieurs synonymies sur lesquelles certains auteurs ne sont pas d'accord ou parce que les premières descriptions ne correspondent pas exactement aux formes considérées ici. Ces espèces sont: *Ibla cumingi sibogae* (Hoek, 1907) et *Octolasmis cor* (Aurivillius, 1892), toutes deux de Truk, Iles Carolines, et *Octolasmis lowei* (Darwin, 1851) de l'atoll Kapingamarangi, Iles Carolines. Les formes nouvelles sont: *Paralepas palinuri urae* subsp. nov. de Kapingamarangi, et *Heteralepas utinomii* sp. nov. des eaux profondes au large de la côte est de Tasmanie.

La population intercotidale d'*Ibla cumingi sibogae* à Truk est une extension de la distribution connue de l'espèce de quelque deux mille kilomètres vers l'est. Elle constitue aussi la première capture de la sous-espèce à l'est des eaux indonésiennes.

Octolasmis cor a été signalée par de nombreux auteurs sur les branchies du crabe de Mangrove *Scylla serrata*, à travers l'Indo-Pacifique. Les séries de croissance décrites ici font apparaître des changements considérables dans la configuration des plaques capitulaires et dans l'ornementation capitulo-pédonculaire, encore que les pièces buccales et la chaetotaxie présentent une constance de forme marquée. Beaucoup d'espèces de ce genre, aujourd'hui considérées comme synonymes d'*O. cor* par certains auteurs, ont été caractérisées dans les descriptions originales par la forme de plaques et par l'ornementation, non par les appendices. Ainsi, presque toutes les formes dans la série "*cor*" (celles où les terga manquent) doivent être réexaminées.

Octolasmis lowei n'avait pas été, jusqu'à présent, signalé sur *Parribacus antarcticus*. *Paralepas palinuri* n'était connu que des eaux sud-africaines et *Heteralepas utinomii* est considérée comme la plus méridionale connue des espèces de la famille.

LITERATURE CITED

- ANNANDALE, N., 1905. Malaysian Barnacles in the Indian Museum. Mem. As. Soc. Bengal, **1** (5): 73-84.
 —, 1909. An Account of the Indian Cirripedia Pedunculata. Mem. Ind. Mus., **2** (1): 61-137.
 —, 1911. On the Distribution of the Different Forms of the Genus Ibla. Rec. Ind. Mus., **6**: 229-230.
 —, 1916. Three plates to illustrate the Scalpellidae and Iblidae of Indian Seas. Mem. Ind. Mus., **6** (3): 127-131.
 AURIVILLIUS, C. W. S., 1892. Neue Cirripeden aus dem Atlantischen, Indischen und Stillen Ocean. Öfvers. Kongl. Sv. Vet.-Akad. Förh., **49** (3): 123-134.
 —, 1894. Studien über Cirripeden. Kongl. Sv. Vet. Ak. Handl., **26** (7): 4-107.
 BARNARD, K. H., 1924. Contributions to the Crustacean Fauna of South Africa, No. 7. Cirripedia. Ann. S. Afr. Mus., **20** (1): 1-103.
 BRIAN, A. and E. DARTEVELLE, 1954. Sur un cirripède pédonculé des côtes d'Angola: *Octolasmis lowei* (Ch. Darwin). Ann. Mus. Congo Belge Tervueren, N.S., 4 (Zoöl.) **1**: 140-152.
 BROCH, H.J., 1922. Studies on Pacific Cirripedes. Papers from Dr. Th. Mortensen's Pacific Expedition, 1914-16, No. 10. Vidensk. Medd. Dansk naturh. Foren. Kjøbenhavn, **73**: 215-358, 559.
 DARWIN, CHARLES, 1851. A monograph of the Sub-class Cirripedia, **1** (Ray Society, London).
 GRUVEL, A., 1905. Monographie des Cirripèdes ou Thécostracés. (Paris).

- HIRO, F., 1937a. Studies on Cirripedian Fauna of Japan II. Mem. Coll. Sci. Kyoto, (B) **12** (3): 221-230.
- , 1937b. Cirripeds of the Palao Islands. Japan. Soc. Proc. Sci. Res. (Tokyo), **1**: 37-72.
- HOEK, P. P. C., 1883. Report on the Cirripedia collected by the H.M.S. "Challenger." Report Sci. Res. Challenger, (Zool.) **8** (25): 1-169.
- , 1907. The Cirripedia of the Siboga Expedition. Pedunculata. Siboga-Expeditie, **31a**: 1-127.
- KRÜGER, P., 1911. Beiträge zur Cirripedenfauna Ostasiens. Abhandl. math.-phys. Klasse K. Bayer. Akad. Wiss., **2** (6): 1-72.
- MONOD, TH., 1922. Sur un Dichelaspis de Madagascar, commensal de Scylla serrata (Forskål). Bull. Soc. Zool. France, **47** (1): 264-268.
- NILSSON-CANTELL, C. A., 1921. Cirripeden-Studien. Zool. Bidr. Uppsala, **7**: 75-395.
- , 1927. Some barnacles in the British Museum. Proc. Zool. Soc. London, Pt. 3.
- , 1938. Cirripedes from the Indian Ocean. Mem. Ind. Mus., **13**: 1-81.
- PEARSE, A. S., 1951. Parasitic Crustacea from Bimini, Bahamas. Proc. U. S. Nat. Mus., **101**: 341-372.
- PILSBRY, H. A., 1907a. Hawaiian Cirripedia. U. S. Bull. Bur. Fish., **26**: 179-190.
- , 1907b. The Barnacles Contained in the Collections of the U. S. National Museum. Bull. U. S. Nat. Mus., **60**: 1-122.
- UTINOMI, HUZIO, 1958. Studies on the Cirripedian fauna of Japan VII. Pub. Seto Mar. Biol. Lab. **6** (3): 281-311.

LA STRIDULATION CHEZ LES CRABES

PAR

DANIÈLE GUINOT-DUMORTIER

et

BERNARD DUMORTIER

Laboratoire de Zoologie du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris

et

Laboratoire de Physiologie Acoustique de l'Institut National de la Recherche Agronomique, Jouy en Josas (S & O).

οὐδὲ δὴ τῶν μαλακίων οὐδὲν οὔτε φθέγγεται οὔτε φοφεῖ
οὐδένα φυσικὸν ψόφον, οὐδέ τῶν μαλακοστράκων.

„Aucun mollusque ne peut jamais émettre de son ou bruit naturel, et il en est de même des crustacés”

Aristote, Histoire des Animaux, 4.

I. INTRODUCTION

Les appareils stridulatoires des Insectes, leur usage, leur rôle dans le comportement, les processus nerveux et hormonaux de leur fonctionnement, ont fait l'objet de travaux considérables. Ces mêmes appareils, qui se retrouvent chez les Myriapodes, les Arachnides et nombre de Crustacés, n'occupent, par contre, qu'une place réduite dans la littérature. Depuis le „Thierstimmen” de Landois paru en 1874, les rares ouvrages traitant d'acoustique animale les ont à peine mentionnés, quand ils ne les ont pas complètement passés sous silence. Et pourtant, pour ne parler que des Crustacés, la connaissance des dispositifs de production sonore remonte souvent à plus d'un siècle: Leach en 1815 signale la stridulation de *Palinurus elephas* Fabricius, 1787 (*Palinurus vulgaris* Latreille, 1804), Krauss en 1843 observe la façon dont les *Alpheus* produisent avec leur pince un bruit caractéristique. C'est Dana qui, en 1852, décrit l'appareil stridulatoire des Crabes Ocy-podes, et Hilgendorf, en 1869, celui du genre *Matuta* Weber.

Cependant ces descriptions demeurent éparses, et les essais de regroupement général sont, soit assez anciens (Aurivillius, 1893, Ortmann, 1901), soit plus récents mais très sommaires (Balss, 1921, 1944 et 1956), ou se limitent à quelques familles (Tweedie, 1954). Aussi nous a-t-il semblé intéressant d'entreprendre, en nous limitant aux seuls Décapodes Brachyours, une revue aussi complète que possible des formations stridulatoires ou considérées comme telles, et un essai d'interprétation de la stridulation comme manifestation du comportement.

Nous nous sommes pour cela reportés aux descriptions des auteurs, que nous avons pu vérifier dans la majorité des cas par l'examen direct des spécimens con-

servés au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris. Tous les dessins ont d'ailleurs été exécutés d'après ce matériel.¹⁾

Il va de soi que la plupart de ces formations n'ont été considérées comme stridulatoires que sur le plan morphologique, la stridulation n'ayant été observée et entendue que chez une douzaine d'espèces. Chez beaucoup d'autres cependant, la différenciation et l'adaptation des régions supposées stridulatoires sont souvent si remarquables, que l'hypothèse de leur utilisation effective par l'animal est extrêmement vraisemblable.

Les bruits ou les sons d'origine biologique peuvent se rattacher à deux grands processus d'émission: soit la vibration de formations élastiques dans un canal où passe un courant d'air, soit le frottement réciproque de deux parties dont l'une au moins présente un relief.

La première de ces deux catégories renferme l'ensemble des Vertébrés aériens; la seconde est caractéristique de la grande majorité des Arthropodes. Chez ceux-ci l'appareil stridulatoire se compose, schématiquement, d'une aire creusée de stries ou couverte de côtes, de granules, de poils modifiés, etc..., sur laquelle vient gratter une arête vive. La première se nomme „*pars stridens*” ou râpe, la seconde „*plectrum*”. En règle générale, c'est le plectrum qui se déplace sur la râpe, mais l'inverse n'est pas rare. Nous conserverons, dans nos descriptions, cette terminologie, encore qu'elle perde de sa précision dans le cas où les deux parties sont garnies d'un relief également différencié.

Nous avons adopté un plan fondé d'abord sur la situation des parties constituant l'appareil stridulatoire, ensuite, sur le degré de complexité de ce dernier pour une même situation.

Une telle classification ne présume en rien de la systématique, des relations phylogénétiques et de l'évolution.

A. Friction d'appendices sur le céphalothorax

1. Friction des chélipèdes sur le céphalothorax

a) *Pars stridens* parallèle au bord antéro-latéral

α) *Plectrum* sur le mērus

β) *Plectrum* sur le carpe

γ) *Plectrum* sur le propode

b) *Pars stridens* sous-orbitaire

α) *Plectrum*: crête sur le mērus („crête musicale”)

β) *Plectrum*: processus dentiforme sur le carpe

c) *Pars stridens* sur le chélipède. *Plectrum*: semis de reliefs plus ou moins groupés

α) *Pars stridens* sur le mērus

β) *Pars stridens* sur le propode

γ) *Pars stridens* sur le dactyle

2. Friction des pattes ambulatoires sur le céphalothorax

B. Friction d'appendices entre eux

1. Friction du chélipède sur lui-même

2. Friction du chélipède sur p 2

3. Friction réciproque des appendices

4. Friction du chélipède sur mxp 3

5. Friction des chélipèdes entre eux

¹ Les illustrations de cette note sont dues à M. M. Gaillard.

II. DIFFÉRENT TYPES D'APPAREILS STRIDULATOIRES

A. FRICTION D'APPENDICES SUR LE CÉPHALOTHORAX

1. *Friction des chélipèdes sur le céphalothorax*

a) Pars stridens parallèle au bord antéro-latéral.

α) Plectrum sur le mérus.

Ovalipes ocellatus (Herbst, 1799) (Portunidae)

Forme de la côte atlantique nord-américaine, nageuse en eau peu profonde et fouisseuse, à carapace jaune parsemée de taches pourpre (d'où son nom de „Calico Crab”). A la face ventrale de la carapace, la région ptérygostomienne porte une crête arquée composée d'une cinquantaine de côtes, qui représente la pars stridens (fig. 2). Le plectrum est formé de deux rangées de côtes situées de part et d'autre

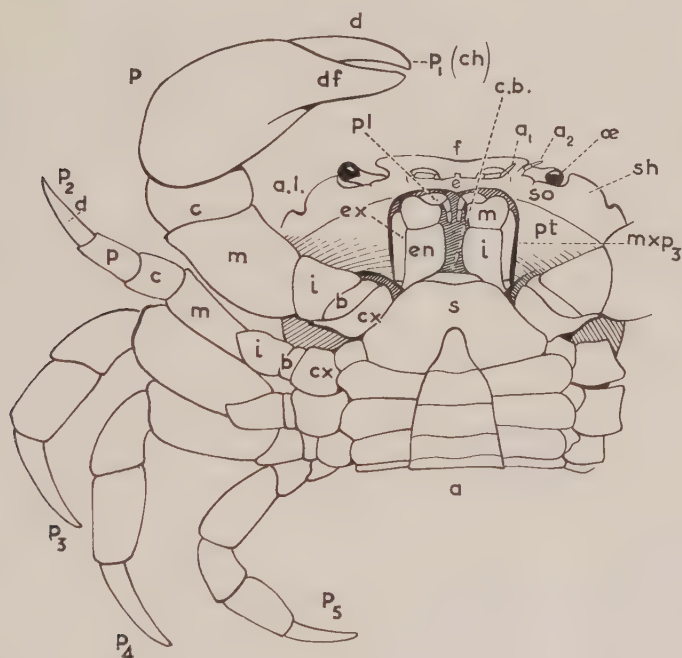


Fig. 1. — Vue schématique de la face ventrale d'un Crabe montrant la position des différentes régions nommées dans le texte. a1: antennule; a2: antenne; a: abdomen; a.l.: bord antéro-latéral de la carapace; b: basis; c: carpe; c.b.: cavité buccale; cx: coxa; ch: chélipède (p 1); d: dactyle; df: doigt fixe; e: épistome; en: endopodite; ex: exopodite; f: front; i: ischion; m: mérus; mxp3: maxillipède externe; oe: oeil; p: propode („main”); pl: palpe; pt: région ptérygostomienne; p 2, p 3, p 4, p 5: pattes ambulateures; so: région sous-orbitaire; sh: région sous-hépatique; s: sternum.

d'un méplat de la face interne du mérus du chélipède (fig. 2a). Un mouvement latéral de l'appendice, d'arrière en avant, fait frotter ces deux parties l'une contre l'autre (cf. Rathbun, 1930, pl. 3).

L'appareil stridulatoire, qui existe dans les deux sexes, a déjà été signalé par Hansen en 1921, et par Balss la même année.

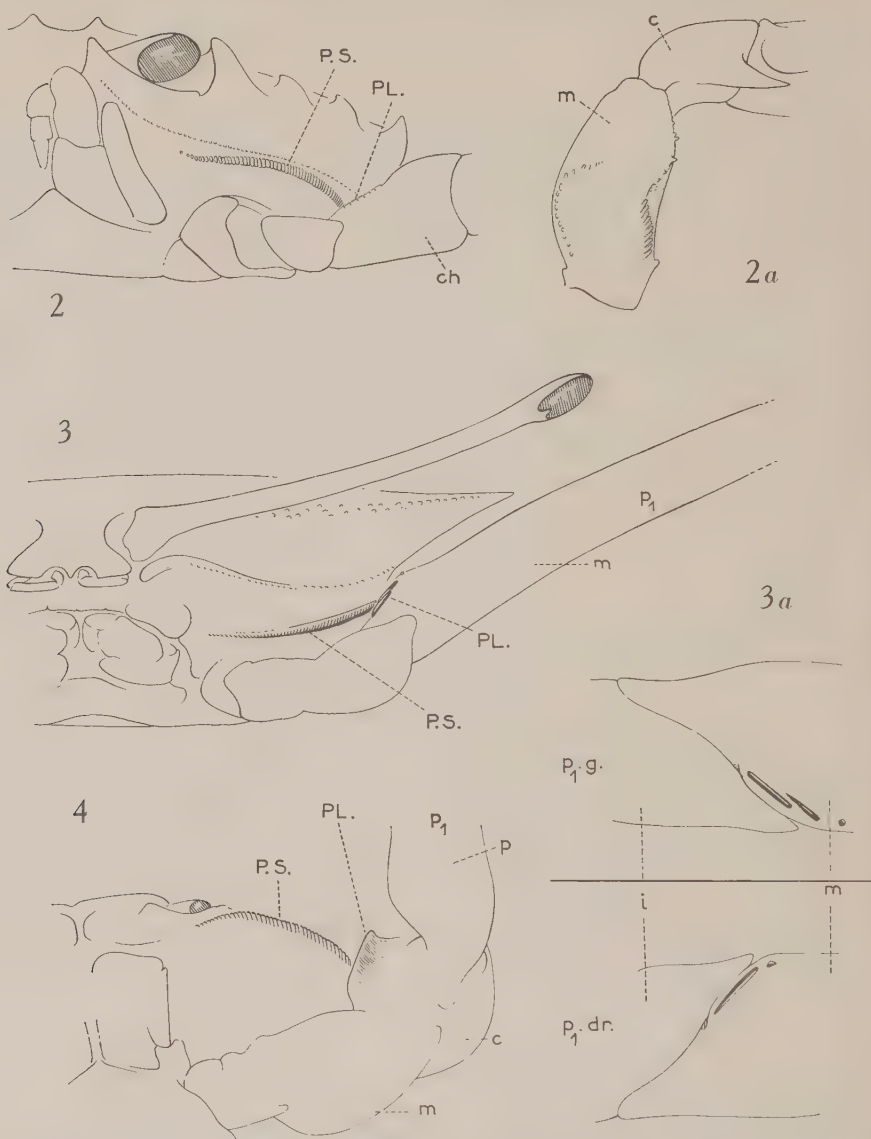


Fig. 2. *Ovalipes ocellatus* (Herbst): appareil stridulatoire ($\times 15$). 2 a, détail du plectrum sur mérius du chélopède. — Fig. 3. *Ommatocarcinus macgillivrayi* White: appareil stridulatoire ($\times 25$). 3 a, détail du plectrum du mérius des deux chélopèdes ($\times 3$). — Fig. 4. *Pseudozoeus bouvieri* (A. Milne Edwards): appareil stridulatoire ($\times 5$); P. S.: pars stridens; PL.: plectrum.

Une autre espèce, *Ovalipes punctatus* de Haan, 1833, possède un appareil très différent (voir infra, p. 137).

Portunus vocans (A. Milne Edwards, 1878) [*Neptunus vocans*] (Portunidae)

Forme insulaire littorale et sublittorale de l'Atlantique intertropicale (Antilles, Iles du Cap Vert, Iles du Golfe de Guinée²), Ile Ascension). Ce petit crab

²) Mission Calypso 1956.

nageur a été également signalé des Iles Hawaii par Edmondson en 1935 (pp. 24-27).

La crête stridulatoire, située à la face ventrale de la carapace, s'étend parallèlement au bord antéro-latéral, de l'orbite à l'épine épibranhiale; elle est constituée d'environ vingt cinq petites côtes. La face supérieure du mérus du chélipède porte un plectrum côtelé, perpendiculaire à l'axe de l'appendice et en forme de croissant.

Le ♂ et la ♀ ont un appareil identique.

Les autres espèces du genre sont dépourvues de formations stridulatoires.

Trizocarcinus ³⁾ *dentatus* (Rathbun, 1893) (Goneplacidae)

Espèce littorale et sublittorale des fonds vaseux du Golfe de Californie, à carapace quadratique. Sur la râpe, parallèle au sillon ptérygostomien, vient frotter une crête munie d'une dizaine de petites côtes, située sur le mérus du chélipède (cf. Rathbun, 1918, fig. texte 3).

Ce dispositif est également développé dans les deux sexes.

La seconde espèce du genre, *Trizocarcinus tacitus* Chace, 1940 (étymologiquement „crabe stridulant muet”), ne possède aucune crête stridulatoire.

Ommatocarcinus macgillivrayi White, 1852 (Goneplacidae)

Cette espèce vit en eau profonde au Japon, en Nouvelle-Zélande et en Australie. Le chélipède est très développé (près de trois fois la largeur de la carapace); le bord proximal du mérus est pourvu d'une petite crête lisse (fig. 3a) qui, par un mouvement latéral de l'appendice, parcourt la crête ptérygostomienne, fortement saillante et finement côtelée (fig. 3).

L'organe stridulatoire ainsi constitué est présent dans les deux sexes.

Chez l'espèce sud-africaine, *Ommatocarcinus pulcher* Barnard, 1950, Barnard a décrit et figuré des formations analogues (1950, p. 286, fig. 53, b, c, e).

β) Plectrum sur le carpe.

Pseudozius bouvieri (A. Milne Edwards, 1869) (Xanthidae)

Petite espèce ouest-africaine sublittorale, de la faune des Madrépores, presque uniquement insulaire (Açores, Madère, Canaries, Ste. Hélène...). Dans les deux sexes, le bord antéro-latéral est garni ventralement d'une série de petites côtes parallèles, sur lesquelles vient frotter une expansion plate et tronquée du carpe du chélipède (fig. 4).

L'appareil stridulatoire de cette espèce est mentionné pour la première fois par Barrois en 1888.

Gardineria canora Rathbun, 1911 (Xanthidae)

Le genre *Gardineria* Rathbun, 1911, n'est représenté que par une espèce, d'ail-

³⁾ τρίζειν = grincer.

leurs assez rare, *G. canora*, qui habite l'Océan Indien occidental, jusqu'à une cinquantaine de mètres de profondeur.

L'appareil stridulant, analogue à celui de *Pseudozins bouvieri*, consiste en deux crêtes ventrales symétriques et en une protubérance lamelliforme du carpe des chélipèdes (cf. Rathbun, 1911, pp. 236, 237, pl. 19, fig. 7, 8).

γ) Plectrum sur le propode.

Hexaplex megalops Doflein, 1904 (Goneplacidae Hexapodinae)

Peu de spécimens connus: l'un récolté à 470 mètres dans l'archipel Malais (sud de Nias), d'autres dans la même région, en eau profonde également; un autre signalé à 11 mètres dans le Golfe de Siam est douteux.

D'après Tesch (1918, pp. 242, 243), l'„organe musical" consiste, dans les deux sexes, en une striation apparue sur une protubérance située à l'emplacement du sillon ptérygostomien, et serait comparable à celui de *Trizocarcinus* (voir supra, p. 121). L'auteur écrit plus loin au sujet du plectrum: „... upper border of palm inflected inward and sharpened, thus being able to produce a squeaking sound when being rubbed against the "musical ridge" ". Doflein (1904, p. 123) décrit pour sa part le plectrum de la façon suivante: „... an der Innenseite der Palma der Hand entspricht ihr jederseits eine dünne Leiste, welche, über die Leisten gerieben, ein schnarrendes Geräusch hervorbringt".

Ces deux descriptions du plectrum concordent au moins quant à sa présence sur le propode du chélipède.

b) Pars stridens sous-orbitaire

Crabes catométopes à pars stridens sous-orbitaire

Nous grouperons sous ce titre les nombreux genres appartenant à la famille des Grapsidae, sous-famille des Varuninae et des Sesarminae, ainsi que les genres *Macrophthalmus* Desmarest, 1823 et *Ilyoplax* Stimpson, 1858, de la famille des Ocypodidae, qui possèdent un appareil stridulatoire formé d'une crête lisse („crête musicale") portée par le mérus, ou d'un processus dentiforme du carpe, frottant sur une pars stridens en position infra-orbitaire.

α) Plectrum: crête sur le mérus („crête musicale")

La très grande diversité de l'ornementation de la crête infra-orbitaire chez le ♂ (cf. fig. 5a-d) a été utilisée par les carcinologistes pour la discrimination des espèces (cf., par exemple, Tesch, 1918, pp. 104-106, et pp. 118, 119). Chez la ♀, par contre, cette crête est constituée d'un alignement de granules plus ou moins coalescents⁴⁾ (fig. 6); en outre, la partie complémentaire que représente la crête

⁴⁾ Cependant chez *Hemigrapsus sanguineus* (de Haan, 1835) ♀, la crête sous-orbitaire est faiblement striée. En outre, il existe un rudiment de côte sur le mérus, mais l'ensemble ne paraît pas être sonore. Il n'est pas exclu que les ♀ d'autres espèces, que nous n'avons pas examinées, puissent aussi présenter ces formations rappelant celles du ♂.

du mérus, fait ordinairement défaut. Les ♀ ne semblent donc pas capables de striduler, du moins avec un appareil comparable à celui du ♂.

Les crabes de ce groupe sont généralement des habitants de la zone intercotidale,

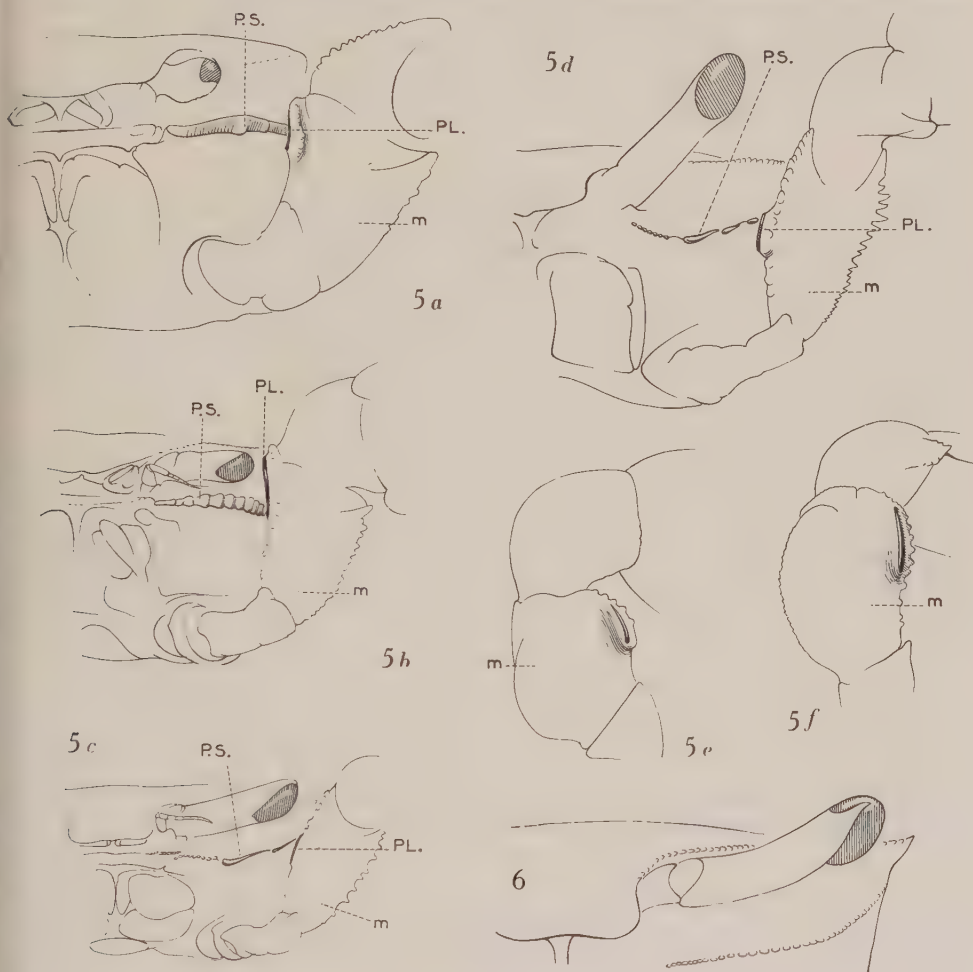


Fig. 5. ♂ Catométopes à pars stridens sous-orbitaire et à plectrum sur le mérus du chélopède. 5a, *Acmaeopleura parvula* Stimpson (x 4,3); 5b, *Helice tridens* de Haan (x 1,7); 5c, *Macrophthalmus erato* de Man (x 5,2); 5d, *M. quadratus* H. Milne Edwards (x 5,2); 5e, détail du chélopède et du plectrum chez *Acmaeopleura parvula* (x 5,2); 5 f, id., *Helice tridens* (x 1,7). — Fig. 6. Exemple de crête infra-orbitaire non stridulatoire: ♀ Catométope (*Macrophthalmus quadratus*) (x 6,5).

des côtes rocheuses ou des eaux saumâtres et des rivières côtières. Certains vivent sous les pierres, d'autres, semi-terrestres, s'éloignent de la mer et se cachent dans des troncs d'arbres ou sous les écorces de la mangrove, mais la plupart construisent des terriers.

Sur les dix genres environ de Catométopes stridulants, nous nous bornerons à ne citer que sept exemples qui montreront l'évolution de la crête sous-orbitaire

qui, d'un simple renflement lisse, aboutit, par fragmentations successives, à un chapelet de granules. Ce passage d'une ornementation simple à une ornementation complexe, avec de nombreux états intermédiaires, n'est d'ailleurs pas nécessairement le témoignage d'une orthogénèse; en outre il serait hasardeux de présumer du sens dans lequel s'est réalisée cette évolution.

L'ordre qui préside à la description de ces formations n'implique donc, dans notre esprit, aucune filiation évolutive, il n'a été choisi que pour la facilité de l'exposé.

Acmaeopleura balssi Shen, 1932 (Grapsidae Varuninae)

Cette espèce, dont il n'a été récolté que très peu de spécimens (Chine et Japon), vit sous les pierres et dans les fonds vaseux. Elle paraît avoir le type de crête sous-orbitaire le plus simplifié, puisque, d'après la description originale (Shen, 1932, pp. 156-157, fig. 100b), elle est réduite à un renflement bien marqué divisé en trois segments, ne présentant aucune sorte d'ornementation. La crête du mérus est normale.

Acmaeopleura parvula Stimpson, 1958

Petite espèce japonaise vivant aussi sous les pierres, dans la zone intercotidale. La crête sous-orbitaire n'est plus lisse, mais très faiblement striée et étranglée en deux tubercles à son extrémité externe (fig. 5a). La „crête musicale” du mérus est typique (fig. 5e).

Macrophthalmus quadratus A. Milne Edwards, 1873 (Ocypodidae Macrophthalminae)

Espèce rare de l'Indo-Pacifique oriental (Nouvelle-Calédonie), de petite taille. La crête sous-orbitaire est formée de trois tubercules couchés, allongés et situés dans la partie externe, la partie interne ne portant que de petits denticules (fig. 5d).

Macrophthalmus erato de Man, 1888, connu de la péninsule malaise, habite à l'embouchure des rivières, à peu de distance de la mangrove et s'abrite fréquemment à l'intérieur de branches immergées, à demi-pourries, sous l'écorce, ou à l'intérieur de terriers creusés dans la vase. La crête sous-orbitaire n'a que deux tubercules, de forme semblable à ceux de *M. quadratus* (fig. 5c).

La crête musicale est normale dans les deux espèces et elle est située au milieu du bord interne du mérus du chélipède et lui est pratiquement parallèle. Tesch (1915, pp. 156, 157 et pp. 193-195) mentionne une organisation analogue chez *M. tomentosus* Eydoux et Souleyet, 1841, et chez *M. pectinipes* Guérin, 1839.

Metaplex elegans de Man, 1888 (Grapsidae Sesarminae)

Tous les représentants du genre *Metaplex* H. Milne Edwards, 1852, qui vivent pour la plupart dans des flaques boueuses près de l'embouchure des rivières où ils se creusent des terriers (Chine, Indes et archipels avoisinants), sont pourvus,

dans le sexe mâle, d'une „crête musicale" sur le mérus du chélopède, et d'une crête sous-orbitaire très diversement constituée (granules plus ou moins gros et plus ou moins nombreux, crénelures, etc...) suivant les espèces.

Chez *Metaplex elegans* de Man, la crête sous-orbitaire est formée d'un alignement de 50 à 60 petits tubercules très serrés et pointus. Tweedie (1954, p. 122) a souvent vu cette espèce dans son biotope accomplir les mouvements qui doivent produire la stridulation, mais n'a pu entendre l'émission sonore.

Hemigrapsus oregonensis (Dana, 1851) (Grapsidae Varuninae)

Forme répandue de l'Alaska au Mexique, commune dans les fonds vaseux, les flaques à marée basse et parfois les eaux saumâtres. La crête sous-orbitaire, indivise dans sa partie interne, se fragmente à l'extrémité externe en quatre à cinq tubercules allongés et lisses, parfaitement individualisés.

L'allure de cette crête est assez variable dans le genre *Hemigrapsus* Dana, 1851, par la forme et le nombre de tubercules.

Chez *H. sanguineus* (de Haan, 1835), la crête sous-orbitaire, entière, est striée transversalement (cf. Edmondson, 1959, fig. 16a).

Shen (1932, p. 166) signale chez *H. penicillatus* (de Haan, 1835) (Chine, Japon et Iles Hawaii, cf. Edmondson, 1959, fig. 14a) des variations en fonction du biotope, qui touchent, entre autres caractères, la crête du mérus. Chez les formes vivant sur les côtes rocheuses, elle est faiblement saillante, alors qu'elle est très prononcée chez les individus qui peuplent les estuaires vaseux.

Balss (1921, p. 700) voit dans un pinceau de longs poils souples insérés à la face interne du dactyle des pinces, chez le ♂, un appareil destiné au nettoyage des cannelures de la crête sous-orbitaire (chez *Hemigrapsus penicillatus* et *Acmaeopleura parvula*).

Ce même type d'appareil stridulatoire se retrouve chez deux autres genres de Grapsidae littoraux, *Tetragnapsus jouyi* (Rathbun, 1893), espèce rare du Golfe du Mexique (cf. Rathbun, 1918, pp. 273-275) et *Gaetice* Gistel, 1848.

Helice tridens de Haan, 1835 (Grapsidae Sesarminae)

Cette espèce que l'on rencontre en Chine, au Japon et en Corée, dans les estuaires vaseux, possède une crête sous-orbitaire très développée formée d'une quinzaine de gros granules prismatiques (fig. 5b). La côte du mérus du chélopède qui vient en contact avec la crête, est également très prononcée (fig. 5f).

Ces caractères qui se retrouvent dans tout le genre *Helice* de Haan, 1835, avec des différences spécifiques de nombre et de forme, ont été bien figurés par Shen (*loc. cit.*, pp. 203-213).

Chez *Helice tridens*, les différences dans la taille des tubercules sous-orbitaires permettent de subdiviser l'espèce en plusieurs sous-espèces (*tridens tridens*, *tridens wuana*, *tridens tiensiensis*). Comme Schmitt (1931, p. 196, pl. 54), nous supposons que le bruit produit par l'appareil stridulatoire de chacune de ces sous-espèces doit être de ce fait différent.

Nous rattachons aux Catométopes à pars stridens sous-orbitaire, un Goneplacidae (sous-famille Carcinoplacinae), *Psopheticus stridulans* Wood-Mason, 1892, qui paraît s'en rapprocher par son appareil stridulatoire formé d'une épine sur le mérus du chélipède venant gratter une proéminence rugueuse sous-orbitaire.

Cette espèce dénommée „Squeaker Crab”, vit en eau profonde, jusqu'à 1000 mètres au large des Iles Andaman et Nicobares, et de Bali. Elle est remarquable par ses yeux à cornée très développée.

Alcock (1902, p. 274, fig. 50) donne la description suivante: „... A dismal sound, like the squeaking of a pencil on a slate, can be made by rubbing the spine on the “arm” of this crab against a roughened knob on the adjacent orbit”. Les deux sexes montrent le même appareil, qu'Alcock suppose être défensif.

β) Plectrum: processus dentiforme sur le carpe

Ilyoplax Stimpson, 1858 (= *Tympanomerus* Rathbun, 1897) (Ocypodidae Scopimerinae)

Ce genre se rencontre des Indes au Japon et à l'Australie, et plus spécialement en Chine et en Malaisie, dans les estuaires vaseux, les mangroves et, sur les côtes, dans la zone intercotidale. On connaît plusieurs espèces qui vivent dans des terriers.

Selon Tweedie (1954, pp. 122, 123), le mâle possède un processus dentiforme à la face interne du carpe du chélipède, qui frotte contre une rangée infra-orbitaire, soit de granules ou de tubercules calcifiés (*I. delsmanni* de Man, 1926), soit de papilles molles et légèrement flexibles (*I. lingulata* (Rathbun, 1909), *I. punctata* Tweedie, 1935, etc. ...).

Ce même auteur a observé chez *I. delsmanni* un mouvement de haut en bas du chélipède qui pourrait entraîner le passage du processus dentiforme contre les granules sous-orbitaires.

L'hypothèse d'une utilisation de ces formations comme appareil stridulatoire semble donc à retenir.

c) Pars stridens sur le chélipède. Plectrum: semis de reliefs plus ou moins groupés.

Dans les exemples précédents, la pars stridens (stries, granules, tubercules alignés) était portée par le céphalothorax, le plectrum n'étant qu'un simple relief aigu et lisse du chélipède.

Dans les genres suivants, au contraire, on observe une inversion des parties: la striation apparaît sur le chélipède, et le plectrum, concurremment, se localise sur le céphalothorax, sous forme de granulations éparses.

Cependant, si les choses sont parfaitement nettes dans les genres *Matuta*, *Menippe*, *Hexapus*, *Lambdophallus* et *Acanthocarpus*, par contre chez *Bathypanax* que nous n'avons pu observer, la description sommaire des auteurs ne permet pas de savoir si la formation stridulatoire du chélipède est striée ou si elle est du type simple observé jusqu'à présent. Nous avons pourtant rapproché ce genre des cinq autres cités, du fait de la ressemblance des reliefs antéro-ventraux de leur carapace

α) Pars stridens sur le mérus

Bathyplox typhla A. Milne Edwards, 1880 (Goneplacidae)

Le genre *Bathyplox* A. Milne Edwards, 1880, ne comporte qu'une seule espèce, récoltée en eau profonde (500 à plus de 1000 mètres) sur fonds vaseux, du Golfe du Mexique à Pernambouc au Brésil.

Le mérus du chélipède porte près de son bord distal un bourrelet transversal capable de venir frotter contre des granules de la région ptérygostomienne.

β) Pars stridens sur le propode

Matuta Weber, 1795 (Oxystomata, Calappidae)

Les *Matuta* peuvent être comptés parmi les Brachyours les mieux adaptés à la nage: leurs pattes ambulatrices sont transformées, et les derniers articles élargis en palettes. Cette disposition, ainsi que la forme des pinces, interviennent aussi pour en faire de remarquables fousseurs.

Le genre comprend huit espèces dont la plupart sont stridulantes. L'appareil sonore est très uniforme.

Matuta lunaris (Forskål, 1775) [= *Matuta victor*, Alcock, 1896] est une espèce littorale de la Mer Rouge et de l'Indo-Pacifique. Chez le ♂ et la ♀, le propode porte près du bord supérieur de la face interne, deux aires bien délimitées, profondément striées, l'une proximale allongée, l'autre distale rectangulaire ou ovale, représentant la pars stridens (fig. 8).

Le plectrum se situe sur la région ptérygostomienne: il consiste en un groupe de tubercules dont certains sont allongés. Une partie de ce relief déborde sur l'exopodite du maxillipède externe (fig. 8). L'ensemble du plectrum est recouvert d'un épais tomentum.

Le mâle présente un caractère sexuel secondaire, sous la forme d'une large côte cannelée qui parcourt la face supérieure du doigt mobile dans toute sa longueur (fig. 8a). Alcock indique que ce caractère, qui fait défaut chez les jeunes, se développe progressivement au cours de la croissance.

Hilgendorf (1869, p. 93) paraît être le premier à avoir décrit ce caractère particulier au ♂ et à avoir vu là un dispositif stridulatoire supplémentaire: „Einen höheren Ton kann man mittelst eines anderen Apparates an dem grossen Männchen erhalten: der bewegliche Finger zeigt nämlich an seiner äusseren Seite eine geriefte Linie und über diese gleitet, wenn die Scheeren vom Körper abgehalten und zugleich einander genähert werden, in einem rechten Winkel eine erhabene Leiste an der inneren Seite des unbeweglichen Fingers."

Nous rencontrerons plus loin avec les *Sesarma*, un appareil analogue, présent uniquement chez le ♂, dont il constitue le dispositif stridulatoire unique.

Plusieurs auteurs ont entendu cette espèce. Ortmann (1901, p. 1247, pl. 123, fig. 6a) a pu observer le mécanisme d'émission: les animaux frottent l'une après l'autre leur pince sur la région ptérygostomienne. Le son produit ressemble à celui d'un clou passant sur une lime.

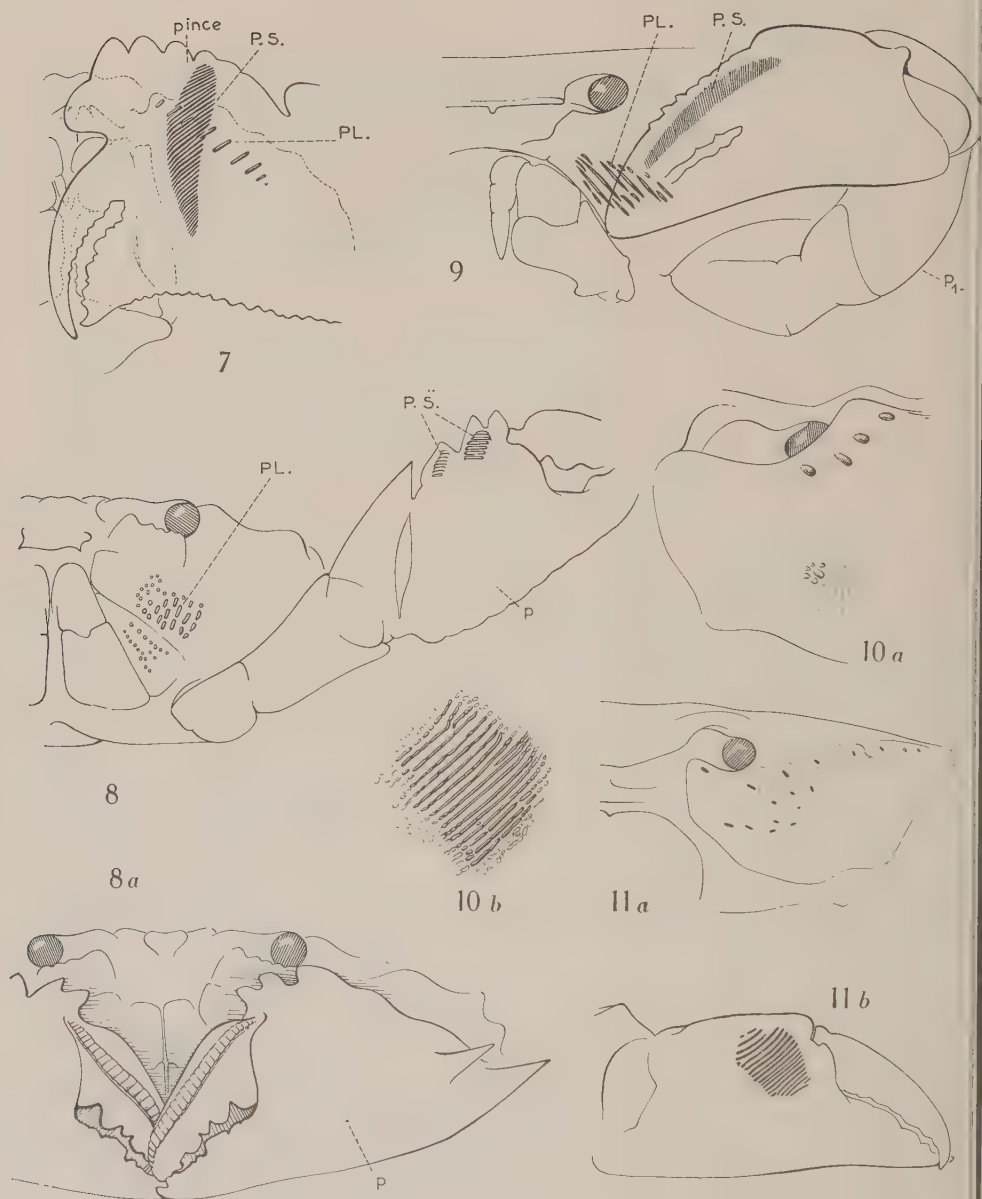


Fig. 7. *Acanthocarpus alexandri* Stimpson: pince en position de stridulation. La pars stridens (supposé vue en transparence) frotte sur les côtes (pectrum) de la face ventrale de la carapace (x 3,5). — Fig. 8. *Matuta lunaris* (Forskål), appareil stridulatoire ♂ et ♀: double pars stridens à la face interne de la main et plectrum granuleux sur la région ptérygostomienne (x 1,7). 8a, appareil stridulatoire (?) complémentaire du ♂ (x 1,7). — Fig. 9. *Hexapus sexpes* (Fabricius): pince en position de stridulation (pars stridens du dactyle supposée vue en transparence) (x 6,5). — Fig. 10. *Menippe mercenaria* (Say): 10 a, plectrum; 10 b: pars stridens (x 4,3). — Fig. 11. *Menippe obtusa* Stimpson: 11 a, ensemble des protubérances de la face ventrale de la carapace constituant le plectrum (x 2,6); 11 b, pars stridens sur le propode du chélipède (x 2,6).

Alcock (1896, pp. 163, 164) signale qu'il a entendu à plusieurs reprises *Matuta miersi* Henderson, 1887, produire, lorsqu'il est inquieté, un bruit qu'il qualifie de musical, audible à plusieurs mètres.

Ce même auteur indique dans son ouvrage „A Naturalist in Indian Seas” (1902, p. 67), qu'il a vu cette espèce sur la côte d'Orissa, et il en compare la stridulation à celle du Criquet.

Il a également eu l'occasion d'entendre *M. planipes* Fabricius, 1798 (qu'il nomme *M. lunaris*).

M. banksii Leach, 1817, possède aussi un dispositif stridulatoire qui a été figuré par Barnard (1950, p. 359, fig. 67, i, j, k).

Acanthocarpus Stimpson, 1870 (Oxystomata, Calappidae)

Un autre genre, appartenant comme *Matuta* à la famille des Calappidae, *Acanthocarpus* Stimpson, présente un appareil stridulatoire, signalé par Hansen en 1921, dont le fonctionnement est fondé sur le même principe: une large bande striée s'étend parallèlement au bord distal du propode du chélipède, sur sa face interne. Lorsque la pince est repliée, cette région vient au contact d'un alignement de côtes peu serrées, et disposées sur une crête qui s'étend de la région sous-orbitaire à la région branchiale (fig. 7).

Ce dispositif se trouve dans les trois espèces du genre: *A. alexandri* Stimpson, 1871, *A. bispinosus* A. Milne Edwards, 1880, et *A. brevispinis* Monod, 1946.

L'aire de répartition des deux premières espèces s'étend du Massachusetts aux Antilles (Iles Windward). La troisième est une forme d'Afrique occidentale. Ces trois espèces vivent en eau assez profonde, jusqu'à 400 mètres.

Rathbun (1937, p. 224) écrit que si l'on saisit sous l'eau *A. bispinosus*, il se met à faire avec son appareil stridulatoire de telles vibrations, qu'on en ressent une véritable démangeaison dans les doigts: „When touched or taken in the fingers under water, the crab may set up such a vibratory grating of the hand against the suborbital tubercles as to make one's fingers literally tingle.”

Chace (1940, pp. 27-30) signale chez un genre voisin d'*Acanthocarpus*, *Paracyclois atlantis* Chace, qui vit au large de Cuba jusqu'à des profondeurs pouvant excéder 400 mètres, un organe stridulatoire similaire. Nous n'avons pu examiner cette espèce.

Menippe de Haan, 1833 (Xanthidae)

Nous avons examiné trois des espèces du genre, qui sont pourvues de formations stridulatoires dans les deux sexes: *Menippe obtusa* Stimpson, 1859 (du Nicaragua à Panama), qui vit retirée dans des rochers et les flaques laissées par la marée, *M. frontalis* A. Milne Edwards, 1879 (du Nicaragua au Pérou), qui se trouve sous les pierres, et *M. mercenaria* (Say, 1818) (de la Caroline du Nord au Golfe du Mexique), grosse espèce comestible (appelée „Stone-Crab”), qui creuse, à la limite des basses mers, des terriers obliques de 30 à 50 cm de long (Hay et Shore, 1918, p. 439).

Chez *Menippe frontalis*, la face interne du propode du chélipède est finement striée sur une aire oblongue au niveau de l'insertion du doigt mobile. Le relief très faible de cette plage, rappelle assez une portion d'empreinte digitale (cf. fig. 10b, 11b). Cette formation peut frotter sur une dizaine de petites protubérances allongées, dispersées sur le bord orbitaire, les premiers lobes du bord antéro-latéral et sur la région ptérygostomienne.

J. Crane (1947, p. 80) a étudié au Nicaragua le comportement de cette espèce qui vit là, sous des pierres volcaniques. Lorsque l'animal est inquiété ou si l'on tente de le saisir, il émet une stridulation qui ressemble à un „cri lointain d'oiseau”. „When annoyed they stridulate with the ridges of the manus rubbed squeakily against the underside of the carapace, chiefly beneath the third lateral lobe. L'auteur pense que c'est là une défense efficace contre les oiseaux et les ratons crabiers.

Menippe obtusa a un appareil stridulant de même type (fig. 11a, 11b), légèrement différent chez le ♂ et la ♀ selon Rathbun. J. Crane, qui a observé cette espèce n'a cependant jamais entendu d'émission sonore.

Chez *Menippe mercenaria*, la plage striée du chélipède, comparable à celle des espèces précédentes, passe sur quelques tubercules, situés principalement sur le bord orbitaire (fig. 10a, 10b). Cette espèce couramment récoltée en Amérique pour la consommation, n'a pourtant, à notre connaissance, jamais été entendue, ce qui laisse quelque doute sur l'usage qu'elle peut faire de son appareil stridulatoire.

γ) Pars stridens sur le dactyle

Chez trois espèces de Goneplacidae, de la sous-famille des Hexapodinae, dont la systématique est encore mal connue, existe un appareil stridulatoire: *Hexaplex sexpes* (Fabricius, 1798), *Lambdophallus sexpes* Alcock, 1900, et *Hexaplex megalops* Doflein, 1904; ce dernier a été étudié plus haut, p. 122.

Il est d'ailleurs possible que d'autres espèces du groupe *Hexaplex* présentent un dispositif de production sonore analogue.

Ces crabes, souvent commensaux d'Annélides tubicoles ou d'Hydrozoaires, ont la particularité de ne posséder, à l'inverse des autres Décapodes, que trois paires de pattes ambulatrices. Ils vivent dans l'Indo-Pacifique et sur la côte occidentale d'Afrique, à des profondeurs variables, de 10 à plus de 100 mètres.

Chez *Hexaplex sexpes*, que nous avons examiné, le plectrum, situé sur la région ptérygostomienne, à proximité du bord externe de l'endostome, est formé de côtes obliques (fig. 9). Tesch (1918, p. 240) note que leur nombre varie selon les individus, indépendamment de l'âge. Des stries microscopiques s'alignent sur le doigt mobile du chélipède, perpendiculairement à son axe (fig. 9). Cette striation vient au contact de la plage ptérygostomienne, lorsque l'appendice est replié.

Ces formations existent chez le ♂ et la ♀.

Au sujet de la seconde espèce, *Lambdophallus sexpes*, Alcock (1900, p. 33, Illustr. Zool. Investig., 1903, pl. 62, fig. 1a) écrit: „There are several close-set oblique scorings near the antero-lateral angles of the buccal cavern”. Il ne signale

pas de stries sur le chélipède, mais la difficulté que nous avons rencontrée dans leur examen chez la forme très proche qu'est *Hexapus sexpes*, nous laisse penser que ce relief a fort bien pu échapper à l'observation d'Alcock.

2. *Friction des pattes ambulatoires sur le céphalothorax*

Nous rangerons sous cette rubrique les genres *Potamon* Savigny, 1816 (Potamonidae ou „crabes d'eau douce") et *Dotilla* Stimpson, 1858 (Ocypodidae Scopininae, comme les *Ilyoplax*, voir p. 126).

Potamon Savigny, 1816

Les *Potamon* se trouvent ordinairement dans les eaux douces (rivières, marais, pièces d'eaux artificielles) et dans leur voisinage, mais souvent on les rencontre assez loin de l'eau, dans les champs ou les forêts où ils vivent sous les pierres ou dans des terriers creusés entre les racines des arbres. Les représentants de ce groupe très vaste, habitent les régions chaudes des cinq continents; en Europe, ils sont connus en Italie, en Grèce, en Crimée et au Caucase. Au début du XIXe siècle, une espèce avait été acclimatée dans le sud de la France à des fins alimentaires.

L'appareil stridulatoire des *Potamon* est d'une structure originale qui ne ressemble à rien de ce que nous avons déjà vu. Aurivillius semble être le premier à l'avoir mentionné (1893, p. 17).

Calman (1908, pp. 469-473) a décrit cinq espèces africaines stridulantes.

Potamon africanum (A. Milne Edwards, 1869) (nomenclature de Bott, 1955: *Sudanonautes* (S.) *africanus*) est un crabe de grande taille qui vit en Afrique occidentale et équatoriale: il possède le dispositif sonore typique du genre, présent dans les deux sexes.

La coxa des pattes ambulatoires p2 et p3 est garnie, à sa face supérieure fortement convexe, d'une plage de soies rudes, courtes et renflées, qui portent à leur extrémité une pointe dure. Ces soies sont couchées et leur pointe est dirigée vers l'arrière (fig. 13, 13a).

Au bord libre du branchiostégite, pend intérieurement, au niveau de la plage spinuleuse des coxae, une grappe de quelques grosses soies sombres (fig. 13b). Elles sont formées d'un court pédoncule percé d'un canal qui se dilate en une ampoule creuse terminée par une dent recourbée (fig. 13c). L'ensemble est très rigide (cf. Calman, *loc. cit.*, pp. 470-472, fig. 1-4).

Chez *P. africanum*, ces formations sont plus développées sur p2 que sur p3.

Un mouvement d'avant en arrière des pattes, entraîne le frottement des soies coxales sur les grosses soies du branchiostégite (fig. 13d); celles-ci, étant creuses, rendent un son grésillant assez intense („ein starkes rasplendes Geräusch", Aurivillius, 1893, p. 17).

Aucun des auteurs ayant décrit cet appareil n'a jamais pu écouter la stridulation de l'animal vivant. Cependant, les indigènes des contrées où il se rencontre, prétendent l'avoir entendu fréquemment, et ils comparent le bruit produit à un cri d'oiseau.

Nous avons examiné d'autres *Potamon* africains pourvus de formations simi-

lares, mais différemment réparties sur les appendices, et plus ou moins développées selon les espèces.

Chez *P. pobeguini* Rathbun, 1905 (in Bott, 1955: syn. de *Sudanonautes* (S.)

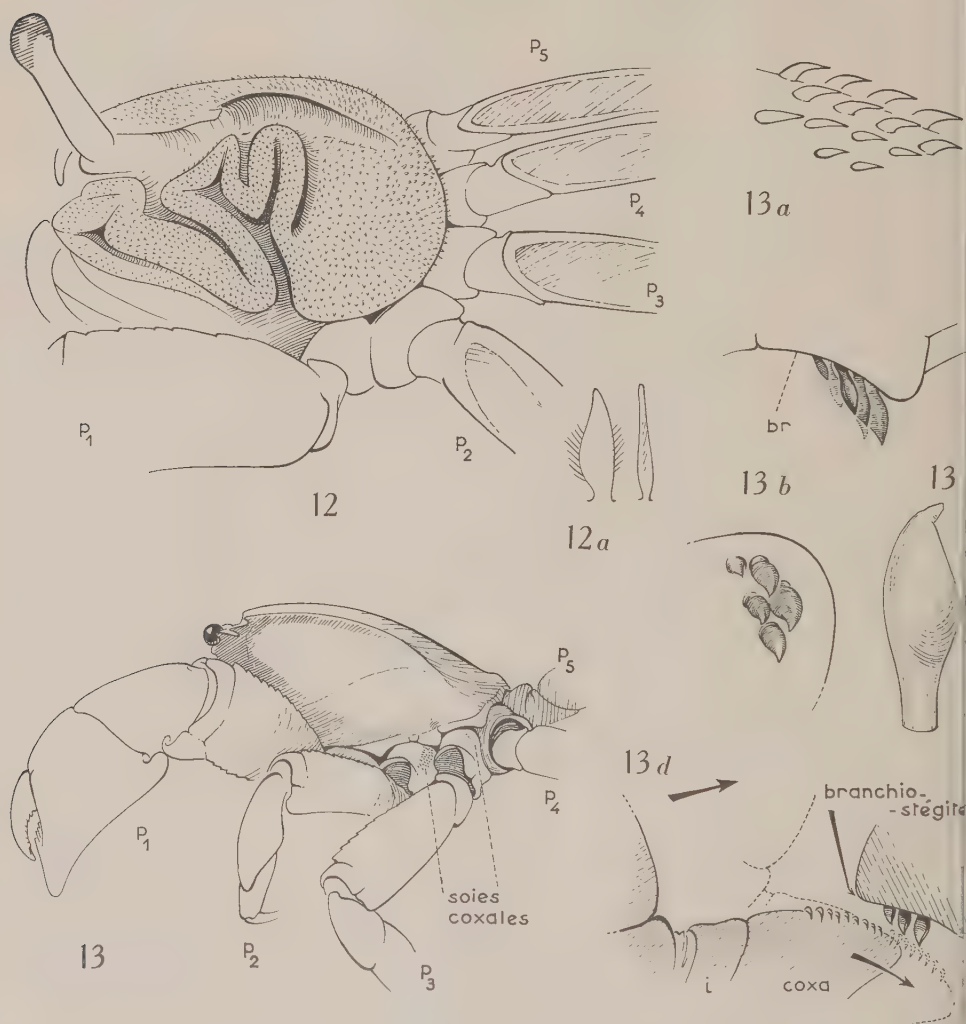


Fig. 12. *Dotilla fenestrata* Hilgendorf: côté gauche de la carapace montrant sa surface rugueuse et ses circonvolutions. Sur le mérus des pattes ambulatoires, les „tympans” (x 5). 12 a, soies de la carapace, face et profil. — Fig. 13. *Potamon africanum* (A. Milne Edwards) = *Sudanonautes* (S.) *africanum*: vue latérale montrant les plages de soies coxales sur p2 et p3 (x 0,7). 13 a, plage de soies coxales (x 40); 13 b, soies creuses en massue du branchiostégite (x 4); 13 c, détail d’une de ces soies (x 15); 13 d, principe de fonctionnement de l’appareil stridulatoire.

decazei decazei (A. Milne Edwards, 1886)), le dispositif épines coxales-soies claviformes du branchiostégite, apparaît sur le chélipède et sur les deux premières paires de pattes ambulatoires. Il en est de même chez *P. latidactylum* de Man, 1903 (*Liberonautes latidactylus*).

Par contre, *P. floweri* de Man, 1901 (*Sudanonautes* (*Convexonautes*) *aubryi floweri*), et *P. aubryi* (H. Milne Edwards, 1853) (*S. (C.) aubryi aubryi*), ne présentent ces structures qu'au niveau du chélipède (cf. Calman, *loc. cit.*, pp. 472, 473).

Tous ces *Potamon* stridulants sont des espèces africaines; il est probable que certains crabes d'eau douce d'autres régions sont aussi capables d'émettre des sons.

Dotilla Stimpson, 1858

Le genre *Dotilla* Stimpson comprend huit espèces réparties de la côte orientale d'Afrique à l'Archipel Malais. Les *Dotilla* sont de petits crabes à longues pattes et à corps renflé. De moeurs grégaires, ils font sur les plages des rassemblements de terriers, dont chacun s'ouvre au centre d'un monticule. Ils se nourrissent des substances organiques contenues dans le sable qu'ils rejettent ensuite sous forme de boulettes dispersées tout alentour.

Leurs couleurs vives et surtout leurs évolutions rapides et groupées, les ont fait surnommer „crabes soldats”.

Lorsqu'un groupe est effrayé, il se disperse, et sa fuite est accompagnée d'un bruit continu, ressemblant selon Aurivillius (1893, pp. 5-17) et Schmitt (1931, p. 197) à un bruissement de feuilles sèches, et qui s'interrompt seulement lorsque les animaux s'enfouissent dans le sable.

Ces espèces ne possèdent pas d'appareil stridulatoire différencié. On a attribué le bruit qui accompagne leurs mouvements au frottement du bord supérieur, garni de petits tubercules, du mérus des pattes ambulatoires contre la région pleurale de la carapace, couverte de papilles et creusée de canaux servant à la circulation de l'eau (fig. 12, 12a). Les mérus ont une forme arquée épousant bien la surface bombée de la carapace, et présentent en outre, en leur centre, une vaste région ovalaire déprimée, au niveau de laquelle les téguments des deux faces sont très rapprochés. Cette zone a été nommée „miroir” ou „tympan”. Aurivillius (1893) a attribué à ces formations, rencontrées chez quelques membres de la sous-famille des Scopimerinae (famille des Ocypodidae), un rôle auditif. Nous reviendrons sur ce sujet ultérieurement.

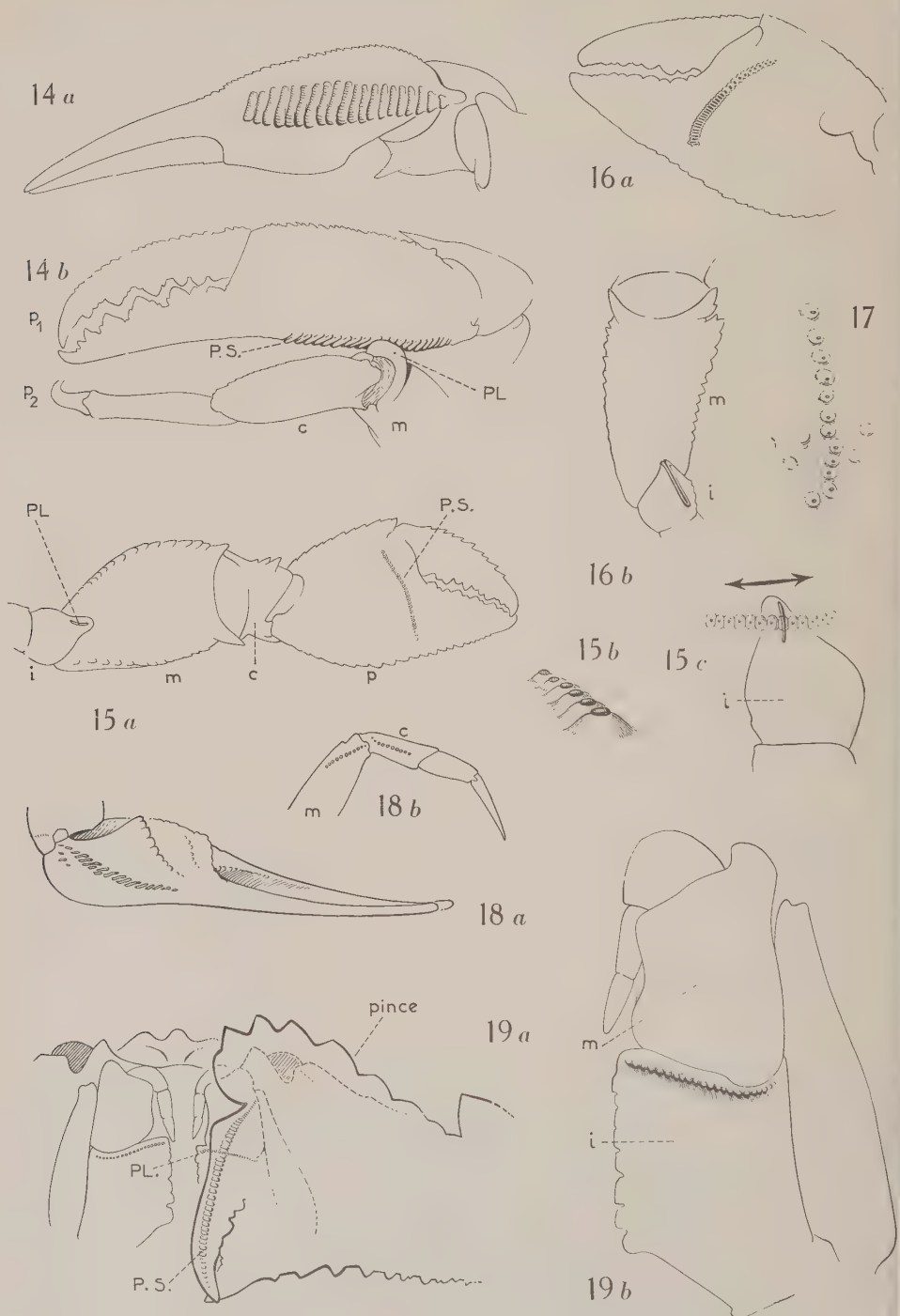
B. FRICTION D'APPENDICES ENTRE EUX

1. *Friction du chélipède sur lui-même*

Ce processus est caractéristique du genre *Ocypode* Weber, 1795, de la famille des Ocypodidae, qui constitue avec le genre *Heloecius* Dana, 1851 et *Uca* Leach, 1814, la sous-famille des Ocypodinae⁵⁾.

Les Ocypodes, appelés „Sand Crabs”, „Running Crabs”, „Ghost Crabs”, sont les habitants typiques des plages des régions tropicales et subtropicales (Indo-

⁵⁾ Les trois sous-familles d'Ocypodidae renferment des formes pourvues d'appareils stridulatoires de nature différente: les Macrophthalminae, avec le genre *Macrophthalmus* (voir p. 124); les Scopimerinae, avec les genres *Ilyoplax* (voir p. 126) et *Dotilla* (voir p. 133), et les Ocypodinae, avec les genres *Ocypode* et *Uca*.



Pacifique, Afrique, Amérique); le genre remonte cependant jusque dans l'est méditerranéen: ainsi *Ocypode cursor* (Linné, 1758) est connu de Syrie, d'Egypte et de Grèce.

Ces crabes vivent généralement en grandes colonies, sur les grèves sableuses, où ils creusent des terriers obliques, parfois à deux orifices. Ils marchent sur la pointe des dactyles des pattes ambulatoires, leurs yeux en massue dressés verticalement. Leur comportement alimentaire est, le plus souvent, comparable à celui décrit précédemment chez les *Dotilla*.

Très agile, le crabe *Ocypode* ne s'éloigne guère de son terrier et s'y précipite dès qu'il est alerté; dans certaines circonstances, il peut se réfugier dans la mer.

L'appareil stridulatoire des *Ocypodes* est impair et n'est porté que par la plus grosse des deux pinces: le propode présente sur sa face interne, à la base des doigts, une râpe allongée, perpendiculaire à l'axe du membre, et formée d'une série de saillies („Tonleiste"). L'ischion est muni d'une crête lisse, parallèle à l'axe de cet article, contre laquelle la râpe de la main vient frotter, une fois le chélipède replié (fig. 15-17).

La petite pince, quoique ne portant pas de râpe comme la grosse, offre aussi une petite crête sur l'ischion.

L'appareil stridulatoire existe chez le ♂ comme chez la ♀.

Dana (1852, p. 322) serait le premier carcinologue à avoir mentionné, et sans doute perçu, le son émis par les *Ocypodes*: „These species are able to make a sound, by means of a series of minute ridges on the inner surface of the hand, which acts like a rasp against a prominent edge on the second joint of the same pair of legs."

Différents auteurs ont eu l'occasion d'entendre ce genre. Anderson (1894, pp. 138, 139) compare le bruit intense produit par *O. ceratophthalma* (Pallas, 1772) aux Iles Laquedives, au coassement d'une grenouille; les animaux étaient cachés dans leurs terriers et chantaient „as if in concert".

Ortmann (cf. 1901, p. 1248) a entendu cette même espèce en Afrique orientale: „Der Ton ist ein solcher, im musikalischen Sinne, und zwar ein tiefer Basston, wie von einer Bassgeige herrührend, und bei seinem Zustandekommen spielt offenbar die Thatsache, dass er von der tief im Loche sitzenden Krabbe erzeugt wird, eine Rolle, indem das Loch als Resonanzapparat dient."

Alcock (1902, pp. 213-216, fig. 26, 27) a pu entendre aux Indes (Delta de

Fig. 14. *Ovalipes punctatus* de Haan: 14a, pars stridens sur le bord inférieur de la pince (x 1,8); 14 b, chélipède (p1) et p2 en position de stridulation (x 1,8). — Fig. 15. *Ocypode platytarsis* H. Milne Edwards, 1852: 15 a, grand chélipède et sa pars stridens (x 1); 15 b, détail de la pars stridens (x 10); 15 c, principe de fonctionnement (x 4,5). — Fig. 16. *Ocypode cursor* (Linné): 16 a, pars stridens; 16 b, plectrum (x 1,5). — Fig. 17. *Ocypode nobilii* de Man: détail de la pars stridens (x 4). — Fig. 18. *Uca musica* Rathbun, appareil stridulatoire: 18 a, face interne' du propode du grand chélipède; 18 b, plectrum sur la première patte ambulatoire (x 2,3) (d'après Rathbun). — Fig. 19. *Mursia armata* de Haan: 19 a, pince en position de stridulation. La pars stridens (supposée vue en transparence) du dactyle du chélipède, frotte sur la crête granuleuse de mxp 3 (x 2,5); 19 b, mxp3: plectrum sur l'ischion de l'endopodite (x 6).

Godavari) le „Crabe Rouge”, *O. macrocera* H. Milne Edwards, 1837. Il a observé que lorsqu'un crabe entrait dans un terrier déjà occupé, le propriétaire faisait entendre une stridulation qui repoussait l'envahisseur: „If the intruder be prevented from making his escape, the low and broken tones of the rightful owner gradually rise in loudness and shrillness and frequency until they become a continuous low pitched whirr, or high-pitched growl, the burrow acting as a resonator.”

Chez la même espèce, Schmitt (loc. cit., p. 196) voit dans la rangée de stridulations de la main („keyboards”) trois régions distinctes „like a fiddle with three chords” et suppose de ce fait une grande variété dans la modulation, „a far greater range of articulate sounds than the unaided human ear is able to appreciate”.

Crane (1941, p. 307) a observé le comportement de *O. gaudichaudii* Milne Edwards et Lucas, 1843, sur les plages de Panama. Le propriétaire d'un terrier stridule si un autre crabe tente d'y pénétrer; l'intrus peut alors, soit ressortir immédiatement, soit, si un danger extérieur semble le menacer (présence de l'observateur), creuser une petite loge, dans un côté du tunnel où il est engagé, d'où il ressort lorsqu'il est passé.

Enfin, nous avons nous-même observé qu'*O. africana* de Man, 1881, stridule lorsqu'on approche la main pour le saisir.

La structure de la râpe a été utilisée comme critère de détermination spécifique par plusieurs auteurs. Il semble que toutes les espèces d'Ocypodes (soit 19, selon Balss, 1957 p. 1663) soient pourvues de cet appareil, à l'exception d'*O. cordimana* Desmarest, 1825, espèce indo-pacifique.

Le genre *Heloecius* est représenté par une seule espèce: *H. cordiformis* (H. Milne Edwards, 1837), le „Crabe Sémaphore” qui creuse des terriers dans les mangroves de Tasmanie, de Nouvelle-Zélande et d'Australie, et doit son surnom aux gestes qu'il exécute avec sa pince. Ward (1928, pp. 242-243), qui a étudié son comportement, ne mentionne pas l'existence d'organes sonores.

2. *Friction du chélipède sur p2*

Le comportement gesticulaire, que nous venons de signaler chez *Heloecius*, se retrouve, plus développé, dans le genre *Uca* Leach, 1814, où il s'accompagne parfois de stridulations.

Les mouvements qu'ils exécutent avec leur grande pince, ont valu à ces animaux les noms de „Fiddler Crabs” (crabes violonistes) ou de „crabes appelants”.

Les *Uca* habitent les côtes de toutes les mers chaudes, souvent aussi les eaux saumâtres et les mangroves; une seule espèce, *U. tangeri* Eydoux, 1839 est connue en Europe (Andalousie). Chaque crabe construit son terrier et s'approprie, tout autour, un périmètre où il cherche sa nourriture et d'où les intrus sont chassés. Le comportement des ♂ est très complexe au moment de la reproduction; la parade sexuelle, spécifique, consiste non seulement en mouvements de la pince, mais aussi en coups frappés sur le sol, en danses, révolutions du corps, constructions d'abris spéciaux et acquisition de couleurs extrêmement brillantes.

Chez les *Uca*, les deux parties de l'appareil stridulatoires sont situées, l'une sur

le grand chélipède, l'autre sur la patte ambulatoire homolatérale de la première paire. Cet organe n'existe que chez le ♂, les chélipèdes de la ♀ sont d'ailleurs très réduits.

Uca musica Rathbun, 1914, porte à la face interne du propode de la pince, le long de son bord inférieur, une série de tubercules allongés, orientée parallèlement à l'axe de l'article (fig. 18a). Lorsque l'appendice est replié, cette crête vient en contact avec une rangée de granules alignés sur le mérus et le carpe de la première patte ambulatoire homolatérale (fig. 18b).

Cet appareil n'existe que chez une minorité d'*Uca*. Il atteint son maximum de différenciation dans les espèces du groupe 5 de Crane (1941, p. 165), telles que *U. terpsichores* Crane, 1941. L'évolution de l'organe stridulatoire va de pair, selon Crane, avec celle du comportement.

Encore que les observations faites sur ces crabes n'aient pas permis de savoir si une stridulation est effectivement produite, le haut degré de différenciation de l'appareil ainsi que le comportement complexe et évolué de ces animaux, fait tenir pour très probable une telle hypothèse.

Dembowski (1925) et Burkenroad (1947) ont décrit chez *Uca pugilator* (Bosc, 1802), qui ne possède pas d'appareil stridulatoire, un comportement particulier consistant en des séquences de vibration rapide du grand chélipède, s'accompagnant d'un bruit décrit par Burkenroad comme un „faint, dry, deep, hollow tapping”. Nous reviendrons sur ce sujet dans la discussion sur la signification biologique des émissions sonores.

Ovalipes punctatus de Haan, 1833 (Portunidae)

Le même type d'appareil stridulatoire est apparu chez une espèce de la famille des Portunidae, *Ovalipes punctatus* de Haan, très éloignée cependant de celle à laquelle appartient le genre *Uca* (Ocypodidae).

Nous avons rencontré au début de cette étude un autre membre de la famille des Portunidae, *Ovalipes ocellatus* (Herbst), doté d'un appareil fort différent, puisque la plage striée du chélipède frotte, non sur p2, mais sur la région ptérygostomienne garnie d'une aire bien différenciée.

O. punctatus est une espèce nageuse qui a une très vaste répartition: côte pacifique de l'Amérique, de la Californie jusqu'au Chili; côte atlantique: Uruguay et Argentine; Afrique du Sud, Japon, Chine, Australie, Nouvelle-Zélande. Elle est commune dans les baies sableuses et vaseuses, et s'enfuit rapidement dès qu'elle est inquiétée. On l'a trouvée jusqu'à 100 mètres de profondeur.

L'organe sonore consiste en un alignement de grosses côtes sur le bord inférieur de la main du chélipède, qui peut frotter sur un rebord corné entourant partiellement l'extrémité distale du mérus de la première paire de pattes ambulatrices (fig. 14a, 14b).

Balss, dans son étude sur les formations stridulatoires chez les Crustacés (1921), donne comme plectrum, non cet anneau incomplet du mérus, mais le bord externe du dactyle comprimé en forme de lame de faux, de cette même paire de pattes.

Cependant le mode de friction que nous indiquons, et qui avait déjà été retenu par Barnard (1950, pp. 150-152, fig. 29 b, c) et Rathbun (1930, pp. 24-27 pl. 8), nous paraît beaucoup plus fonctionnel que celui auquel s'est arrêté Balss.

Cet appareil, pair, existe dans les deux sexes, mais se trouve spécialement bien développé chez les vieux mâles.

3. Friction réciproque des appendices

Ce mode de stridulation se rencontre chez trois des cinq espèces du genre *Globopilumnus* Balss, 1933: *G. africanus* (A. Milne Edwards, 1867) et *G. stridulans*.

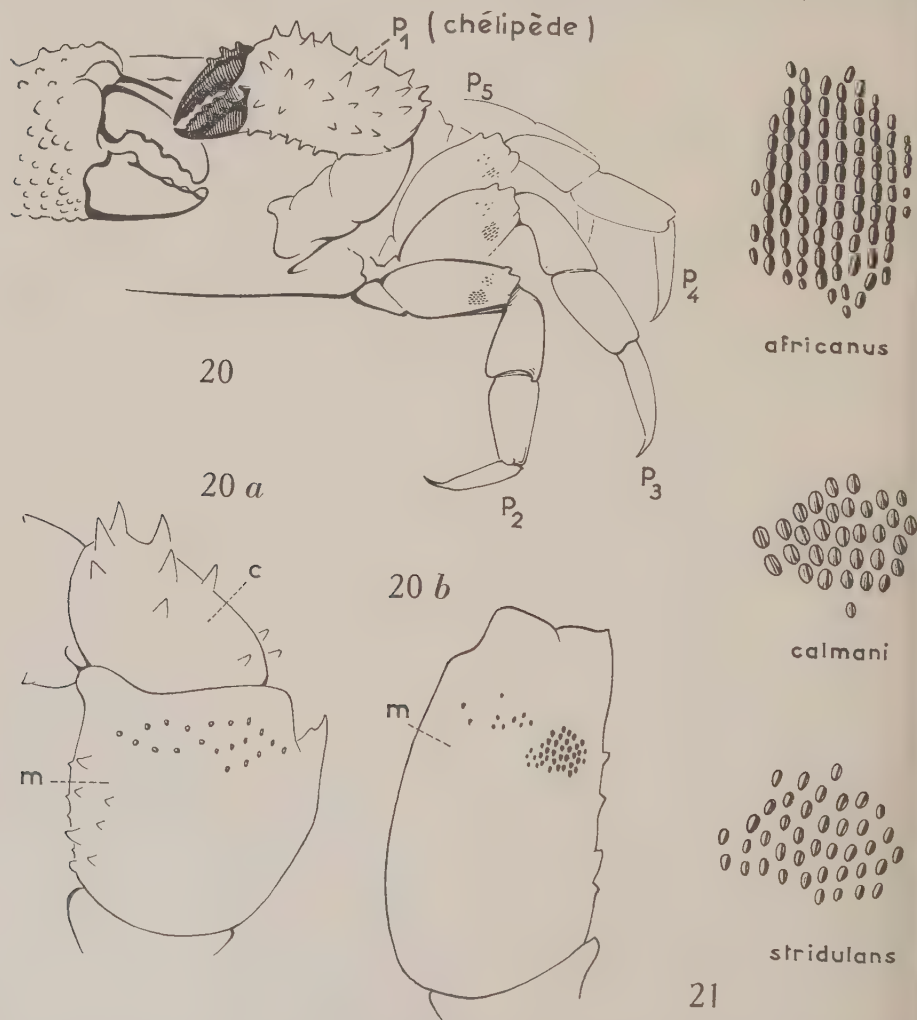


Fig. 20. *Globopilumnus stridulans* Monod: moitié gauche du corps montrant les plages granuleuses de la face interne du mérus de p2, p3 et p4 (x 2.7). — 20 a, face externe du mérus du chélipède (p1) (plectrum) (x 8). — 20 b, face interne du mérus de p2 (pars stridens) (x 8). — Fig. 21. Plages stridulatoires (face interne du mérus du chélipède) chez trois espèces de *Globopilumnus* (x 24).

dulans Monod, 1956, toutes deux d'Afrique occidentale, continentales et insulaires (Ile du Prince, San Thomé, Annobon), et *G. calmani* Balss, 1933, de l'Indo-Pacifique: Mer Rouge, Golfe Persique, I. Aldabra, Mer de Chine. Ce sont des espèces littorales à sublittorales, sans doute fréquemment associées à la faune des coraux.

Chez *G. stridulans*, la face externe du mérus du chélipède est garnie, dans sa région distale, d'une vingtaine de granules épars (fig. 20a) contre lesquels frotte une aire bien délimitée de granulations cornées serrées, située à la face interne du mérus de p2 (fig. 20b). De même, la face externe de cet article porte un semis de granules entrant en friction avec une zone granuleuse de la face interne du mérus de p3. Une disposition identique se retrouve sur les faces opposées de p3 et p4 (fig. 20). Par contre, les parties en regard de p4 et p5 sont lisses.

Ces zones stridulantes appariées sont réduites à chélipède — p2 et p2 — p3 chez *G. calmani*, et à chélipède — p2 seulement chez *G. africanus*⁶). Cette réduction en nombre va de pair avec une plus grande différenciation des aires internes des mérus (fig. 21).

Cet appareil, qui existe dans les deux sexes, n'est pas altéré par le dimorphisme de chélipèdes (alors qu'il l'est chez les Ocypodes par exemple) et se retrouve des deux côtés.

4. Friction du chélipède sur mxp3.

Cette méthode est utilisée dans le genre *Mursia* Desmarest, 1823 (Oxystomata Calappidae), qui renferme six espèces sublittorales ou d'eau profonde, de l'Indo-Pacifique, de la région du Cap et de Ste. Hélène.

Les deux espèces que nous avons pu examiner sont stridulantes: *Mursia armata* de Haan, 1837 et *M. cristimana* de Haan, 1837.

La première vit dans l'Indo-Pacifique jusqu'au Japon, en eaux relativement profondes; la seconde est sud-africaine.

L'appareil stridulatoire, présent dans les deux sexes, consiste en une striation qui s'étend tout au long de la face interne du doigt mobile (fig. 19a), et en une côte faiblement saillante, formée par la coalescence de très petits granules, qui borde la partie distale de l'ischion du maxillipède externe (endopodite) (fig. 19b).

L'organe sonore de *Mursia* a été rarement décrit dans la littérature. A notre connaissance, personne n'a jamais entendu ces animaux.

5. Friction des chélipèdes entre eux.

Tweedie (1954) pense avoir trouvé ce processus de stridulation chez *Sesarma* Say, 1817 (en anglais „marsh crab”) (Grapsidae Sesarminae). Il décrit ainsi son observation sur un *S. eumolpe* de Man, 1895, qui venait de se battre avec un

⁶) Cette espèce, envisagée seule, devait évidemment se placer dans la catégorie précédente: „Friction du chélipède sur p2”, aux côtés d'*Ovalipes punctatus* et des *Uca*, mais il convient de considérer davantage la tendance du genre *Globopilumnus* à développer des appareils stridulatoires sur plusieurs paires de pattes, plutôt que de s'arrêter à une particularité purement spécifique.

congénère: „The crab rose on its feet, twisted one cheliped downwards so that the upper margin of the chela was vertical or even a little overturned, and rubbed the upper margin of the dactylus of the other chela up and down against that of the downturned one, at first rather slowly, but with increasing speed, so that the active chela appeared to be almost vibrating at the end of the performance. I heard nothing, but am convinced that the crab was stridulating; the presence of a row of closely and evenly spaced tubercles on each of the chelar dactyli of *S. eumolpa* is consistent with this interpretation. The contortion required to appose the two dactylar margins was so peculiar that it would never be discovered by any deductive method such as manipulating preserved specimens.” (p. 123).

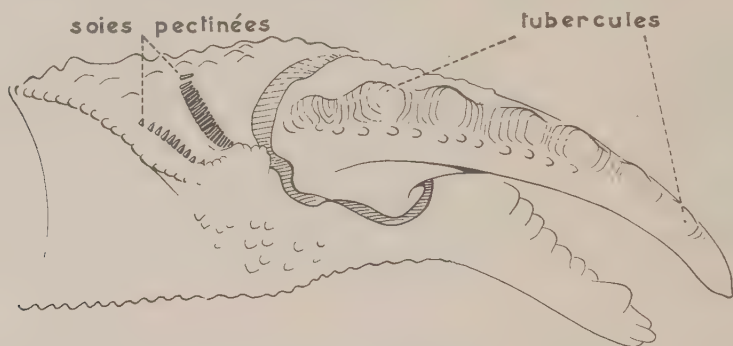


Fig. 22. — *Sesarma quadrata* (Fabricius, 1798): pince du ♂ (x 5,5).

Dans le chapitre réservé aux organes sonores chez les Décapodes, Ortmann (1901, p. 1241) mentionne les crêtes des pinces des *Sesarma*, bien décrites par Hilgendorf en 1869 (pp. 89-92), mais ne suppose pas de frottement réciproque des chélipèdes et, de ce fait, met en doute la fonction stridulatoire de ces formations.

Cette stridulation, si elle fait réellement partie du comportement du crabe, semble en tout cas confinée au sexe mâle, puisque les tubercules du dactyle du chélipède, contre lesquels frotte le dactyle de l'autre chélipède (fig. 22), sont absents ou très atrophiés chez la ♀.

Les *Sesarma* sont répandus sur toutes les côtes des mers tropicales et subtropicales, souvent dans les eaux saumâtres et dans les mangroves où ils creusent des terriers. Ils peuvent remonter les fleuves et s'adapter parfaitement à la vie en eau douce; ils s'aventurent aussi, sur la terre ferme, parfois très loin de la mer ⁷⁾, et se creusent des trous sous les feuilles ou entre les racines des arbres.

III. CONCLUSIONS

Cette revue des appareils stridulatoires chez les Décapodes Brachyours suggère un certain nombre de remarques:

⁷⁾ A Tahiti, par exemple, *Sesarma trapezoidea* H. Milne Edwards, 1837, a été rencontré à Hamuta, à 500 mètres d'altitude (coll. Ranson; Forest et Guinot-Dumortier, en préparation).

4. Remarques d'ordre morphologique.

Le simple examen des figures amène tout de suite à la constatation de la grande diversité qui règne dans la localisation et la structure des formations stridulatoires. C'est ainsi que si le couple pars stridens-pectrum est apparu très fréquemment sur la carapace et le chélipède, c'est toujours avec une topographie très fluctuante: régions ptérygostomienne, sous-hépatique, infra-orbitaire pour la carapace; coxa, schion, mérus, carpe, propode, dactyle pour le chélipède. On note aussi que la pars stridens est tantôt sur l'appendice, tantôt sur la carapace.

À côté de cette multiplicité des structures, on remarque la grande homogénéité du principe de fonctionnement des appareils. Que la pars stridens soit formée d'une rangée de gros tubercules, d'une aire sillonnée de stries à peine visibles, ou qu'elle consiste en une grappe de soies modifiées, que le plectrum soit une crête lisse, une dent ou une plage granuleuse, la stridulation résulte toujours de la friction simple ou réciproque de ces deux parties l'une contre l'autre. On ne voit du reste pas quel processus différent aurait pu être utilisé, et si l'on recherche chez les Insectes les systèmes d'émission sonore fondées sur un principe autre que la friction de parties rigides (Cigales, Sphinx Tête de Mort, Abeilles, etc. . .), on constate toujours d'une part, que ces mécanismes „non orthodoxes” ne pouvaient être fonctionnels qu'en milieu aérien, d'autre part, qu'ils sont bien souvent liés à la possession d'un appareil respiratoire de type trachéen.

Quels qu'ils soient, ces dispositifs de stridulation offrent, dans la plupart des cas, l'image d'une parfaite homogénéité. En manoeuvrant l'appendice, on constate en effet que le plectrum est situé sur le seul article capable de venir au contact de la pars stridens, et la simplicité du mouvement qui fait agir l'une sur l'autre les deux parties, jointe à leur degré souvent remarquable de différenciation, montre assez que l'appareil est, mécaniquement, parfaitement fonctionnel.

5. Remarques d'ordre biologique.

1. Appareil stridulatoire et position systématique.

Des quatre tribus⁸⁾ de Brachyours, Dromiacea, Brachygnatha, Oxystomata et Capalocarcinoidea (Balss, 1957, pp. 1599-1672), seuls les Brachygnatha et les Oxystomata renferment des genres chez lesquels s'est développé un appareil stridulatoire.

Le tableau I montre d'ailleurs que cet appareil est apparu de façon discontinue, touchant une famille, en ignorant une autre. Cette discontinuité se retrouve aussi à l'échelon de la sous-famille, du genre ou de l'espèce. La possession d'un dispositif de stridulation n'est donc jamais un caractère fondamental.

En outre, sa structure et sa localisation sont le plus souvent différentes dans deux genres voisins: *Ocypode* et *Uca*, *Ilyoplax* et *Dotilla*, *Acanthocarpus* et *Mursia*, par exemple. Par contre des espèces éloignées peuvent posséder des formations comparables: *Trizocarcinus dentatus* (Goneplacidae) et *Portunus vocans* (Portunidae). La ressemblance est plus inattendue encore entre *Acanthocarpus* et

⁸⁾ Dans le sens qu'ont attribué à ce terme la majorité des carcinologistes.

TABLEAU I

Position systématique des crabes stridulants. On a négligé d'indiquer les subdivisions pour les Dromiacea et les Oxyrhyncha dont aucun ne possède d'appareil stridulatoire.

TRIBUS	SUPER FAMILLES	FAMILLES	SOUS-FAMILLES *)	GENRES OU ES
Dromiacea	<i>pas d'espèces stridulantes</i>			
		Corystidae		
		Atelecyclidae		
		Cancridae		
		Portunidae	7 SF Portuninae	<i>Portunus</i> [<i>Neptus vocans</i> <i>Ovalipes ocellatus punctatus</i> <i>Potamon africanus</i>]
		Potamonidae	4 SF Potamoninae	<i>Potamon africanus</i>
		Xanthidae	4 SF Menippinae	<i>Menippe</i> , <i>Globopeltus</i> , <i>Pseudozius</i> , <i>Gardus</i>
		Geryonidae		<i>Bathyplox</i> , <i>Trizopoda</i> , <i>Psopheticus</i> , <i>Ommatocarcinus</i> , <i>Hexapus</i> , <i>Lambus</i> , <i>Hexaplox</i>
	Brachyrhyncha	Goneplacidae	5 SF Carcinoplacinae Goneplacinae Hexapodinae	
		Pinnotheridae		
		Cymopoliidae		
		Retroplumidae		
Brachygnatha		Ocypodidae	3 SF Ocypodinae Scopimerinae Macrophthalminae	<i>Ocypode</i> , <i>Uca</i> , <i>Ilyoplax</i> , <i>Dotilla</i> , <i>Macrophthalmus</i>
		Mictyridae		<i>Acmaeopleura</i> , <i>Hemigrapsus</i> , <i>Gaeticus</i> , <i>Grapsus</i>
		Grapsidae	4 SF Varuninae Sesarminae	<i>Helice</i> , <i>Metaplax</i> , <i>Ma</i>
		Gecarcinidae		
	Oxyrhyncha	<i>pas d'espèces stridulantes</i>		
		Dorippidae		
Oxystomata		Calappidae	3 SF Calappinae Matutinae	<i>Mursia</i> , <i>Acanthopagurus</i> , <i>Paracyclois</i> , <i>Matuta</i>
		Leucosiidae		
		Raninidae		
Hapalocarcinoidea	<i>pas d'espèces stridulantes</i>			

*) Nous indiquons dans cette colonne le nombre de sous-familles (SF) et le nom des sous-familles dont certains représentants sont stridulants.

Menippe, puisque le premier est un Oxystome alors que le second est un Brachygnathe. Cette situation paradoxale, où sont éloignées les formes affines, mais rapprochées celles dont la parenté est lointaine, ne prend fin qu'à l'intérieur du genre, avec une exception cependant pour le genre *Ovalipes* où l'appareil de l'espèce *ocellatus* (fig. 2) est fort différent de celui de l'espèce *punctatus* (fig. 14b).

2. Comparaisons écologiques et éthologiques entre Crabes stridulants et non stridulants.

Si le déterminisme de l'apparition des organes d'émission sonore nous échappe totalement, il est néanmoins intéressant d'essayer d'établir une sorte de corrélation entre la possession de ces organes et différentes données écologiques ou éthologiques, sans pour autant y voir des relations de cause à effet. Plusieurs faits sont assez frappants:

a) Les Brachyours sont fondamentalement aquatiques et marins, cependant certaines formes se sont adaptées à la vie en eaux saumâtres et en eau douce, ou à la vie terrestre: toutes sont des Brachyrhynques⁹⁾.

Or, c'est dans cette super-famille que se trouvent la majorité des espèces stridulantes. Allant même plus loin, on peut dire que chez toutes les sous-familles adaptées à la vie en eaux saumâtres ou en eau douce, se trouvent des genres pourvus d'organe de stridulation (avec une exception: les Gécarcinidés).

b) Beaucoup de crabes se recouvrent de fragments végétaux, d'animaux (Bryozoaires, Hydrozoaires, Ascidies, Eponges, etc. . . .) ou de matériaux inertes (coquilles, tubes de Polychètes, sable, etc. . . .). Ce comportement ne se rencontre chez aucune des espèces pourvues d'un appareil stridulatoire. Par contre, il est caractéristique des Dromiacés et des Oxyrhynques dont aucun représentant n'est stridulant.

c) Un des faits les plus frappants chez les crabes stridulants est la fréquence des espèces qui se construisent des terriers ou qui s'enfouissent. Sur 27 genres, nous avons relevé trois fouisseurs, et onze vivant dans des terriers. Les mœurs des autres n'étant pas connues de façon sûre, il n'est pas impossible que le caractère écologique: construction de terriers ou fouissement, soit encore plus répandu que nous ne l'indiquons. (Il n'est cependant pas l'apanage des seuls Crabes stridulants, puisque les Gécarcinidae font aussi des terriers, et que les Raninidae (Oxystomes), les Corystidae et quelques autres, ont des habitudes fouisseuses).

On peut à ce sujet remarquer qu'un certain nombre de Crustacés dotés d'un appareil de stridulation vivent aussi dans les abris: fourreau d'algue d'*Alpheus papyrachirus* Stimpson, terriers de *Thalassina anomala* (Herbst) et de certaines Gébies. Plusieurs Squilles sont aussi fouisseuses.

Parmi les autres Arthropodes, les Mygales, dont de nombreuses espèces sont

⁹⁾ Une exception cependant: certains Hymenosomatidae, qui sont des Oxyrhynques, d'eau douce ou saumâtre, mais qui offrent beaucoup d'affinités avec les Grapsoides, à tel point que les auteurs, jusqu'à Ortmann en 1894, les ont rangés parmi les Brachyrhynques

Tableau récapitulatif des données écologiques
Certaines données écologiques, telles que

GENRE OU ESPÈCE	RÉPARTITION VERTICALE			SALINITÉ			HABITAT	
	Terrestre, amphibie	Plage, zone intercotidale	< 40 m	40-100	> 100	Mer	Eaux saumâtres 1)	Sable
<i>Mursia armata, cristimana</i>				+	+	+		+
<i>Acanthocarpus</i>				+	+	+		+
<i>Paracyclois atlantis</i>					+	+		
<i>Matuta</i>		+	+			+		+
<i>Portunus vocans</i>			+			+		
<i>Ovalipes ocellatus</i>		+	+			+		+
— <i>punctatus</i>			+	+		+		+
<i>Potamon africains</i>	+						+	
<i>Menippe obtusa, frontalis</i>		+				+		
— <i>mercenaria</i>		+				+		+
<i>Pseudozoeus bouvieri</i>			+			+		+
<i>Gardineria</i>			+			+		
<i>Globopilumnus</i>			+	+		+		
<i>Bathyplox typhla</i>					+	+		
<i>Psopheticus stridulans</i>					+	+		
<i>Trizocarcinus dentatus</i>				+	+	+		
<i>Ommatocarcinus</i>					+	+		+
<i>Hexapus, Lambdophallus</i>				+	+	+		
<i>Hexaplex</i>				+	+	+		
<i>Ocypode</i>	+	+				+	+	+
<i>Uca</i>	+	+				+	+	+
<i>Ilyoplax</i>	+	+				+	+	
<i>Dotilla</i>	+	+				+	+	
<i>Macrophthalmus</i>		+	+			+	+	
<i>Acmaeopleura parcula,</i> <i>A. balssi</i>		+				+		+
<i>Hemigrapsus</i>		+	+			+	+	+
<i>Helice</i>		+				+	+	
<i>Metaplex</i>	+	+				+	+	
<i>Sesarma</i>	+	+				+	+	

1) Mangroves, estuaires.

2) D'après de Man (1902).

giques relatives aux crabes stridulants.
urs, ne sont mentionnées qu'à titre indicatif.

			STRIDULATION					
MOEURS 3)			SIGNIFICATION			OBSERVATION		
Fouisseurs	Terriers	Grégaires	Chez ♂ ♀	Défense du territoire	Combiné avec comportement gestuel	Intimidation	Non entendu	Entendu par
+			♂ ♀				+	
			♂ ♀			+		Rathbun
			♂ ♀				+	
			♂ ♀			+		Alcock, Ortmann
			♂ ♀				+	
+			♂ ♀				+	
+			♂ ♀				+	
	+		♂ ♀					indigènes
			♂ ♀			+		Crane
	+		♂ ♀				+	
			♂ ♀				+	
			♂ ♀				+	
		?	♂ ♀				+	
		+	♂ ♀				+	
			♂ ♀			+		? Alcock
			♂ ♀				+	
			♂ ♀				+	
			♂ ♀				+	
	+	+	♂ ♀	+		+		Anderson, Ortmann, Alcock, Crane
+	+	♂		? +	? +	? +		? Crane
+	+	♂			? +			? Tweedie
+	+	♂ ♀						Aurivillius, Schmitt
+	+	♂			? +		+	
		♂					+	
+	+	♂					+	
+		♂					+	
+	+	♂			? +			? Tweedie
+	+	♂			? +			? Tweedie

3) Ceux des crabes marcheurs n'entrant dans aucune de ces catégories ne sont pas signalés.

connues comme pouvant produire des bruits, habitent également des terriers. Le cas est par contre plus rare chez les Insectes.

d) Un caractère éthologique assez peu fréquent, semble-t-il, chez les Crabes, est le gréganisme ¹⁰⁾, et il n'est pas sans intérêt de constater que beaucoup d'espèces grégaires sont dotées d'un appareil stridulant (*Ilyoplax*, *Dotilla*, *Macrophthalmus*, *Ocypode*, certains *Uca*, etc. . .). Balss (1956, p. 1379) indique des densités au m² observées à Formose: *Ocypode ceratophthalma* 1-2, *Ilyoplax ceratophorus* 70-80. On peut admettre la valeur de 50 pour les *Dotilla*. Selon cet auteur, ces espèces qu'il va jusqu'à qualifier de sociales (gesellig), se maintiennent groupées grâce à leur appareil stridulatoire.

3. Signification biologique et rôle de la stridulation.

a) Conditions.

Pour que la stridulation ait un sens dans le comportement de l'animal, plusieurs conditions doivent être remplies. Les premières concernent l'animal émetteur lui-même. La simple utilisation de l'appareil stridulatoire implique déjà l'existence d'un schéma moteur coordonné, réalisant la friction des deux parties de l'appareil. Ce premier stade atteint, ce schéma moteur doit alors s'intégrer dans un arc réflexe déclenché par un stimulus interne (hormonal par exemple) ou externe et sensoriel (présence d'un prédateur, d'un autre individu de l'espèce, de même sexe ou de sexe opposé, etc. . .). Dans ce dernier cas, se pose alors le problème du stimulus déclencheur (releaser). Quels caractères doit-il posséder pour être extrait de l'ensemble des impressions sensorielles (visuelles, kinesthésiques, auditives, olfactives, etc. . .), qui frappent sans arrêt l'individu, et déterminer la réaction „stridulation”?

La deuxième série de conditions intéresse l'animal récepteur. La possession d'un sens auditif est une condition sine qua non, car il est bien évident que si le „signal” sonore n'est pas perçu par celui à qui il est destiné, sa signification et son efficacité sont nulles. Le problème se trouve ainsi posé de l'audition chez les Crabes, et chez les Crustacés en général.

Pour ne pas alourdir l'exposé, nous avons traité ce sujet en appendice et nous ne retiendrons ici que les conclusions: il semble démontré que certains Crustacés perçoivent les vibrations qui passent par le substrat, mais sont par contre insensibles au son lorsqu'il est transmis directement dans l'eau ou dans l'air.

Si nous supposons cependant satisfaite la condition „réception du signal”, l'intelligence de ce signal par l'animal récepteur, et la réaction qu'il entraîne chez lui, nécessitent encore l'établissement de schémas nerveux fort complexes et symétriques de ceux requis pour l'émission. Si ceci est réalisé, la stridulation aura valeur de déclencheur sélectif d'une certaine conduite, parmi toutes celles inscrites dans le comportement de l'individu, ce sera la fuite, le combat, le rapprochement . . .

¹⁰⁾ Par gréganisme, nous entendons le rassemblement habituel et prolongé d'individus, non directement provoqué par des besoins trophiques, ce qui exclut les groupements qui se forment dans un lieu où la nourriture est abondante, ou les conditions de vie temporairement favorables (flaque d'eau dans une zone en voie d'assèchement).

Nous n'avons pas évoqué les conditions qu'implique l'intégration de la stridulation dans le comportement, à seule fin d'en faire apparaître la grande complexité, mais plutôt pour essayer de montrer que le crabe qui possède un appareil stridulatoire — et qui en fait usage — possède dès lors beaucoup plus d'une simple singularité morphologique.

b) Les possibilités générales de signification de la stridulation.

La connaissance assez précise que l'on a, chez les Insectes, des émissions sonores, a permis de dresser une liste des conduites auxquelles elles sont associées, et par là-même une classification des nombreux sens qu'on leur a reconnus.

Une énumération complète serait longue (on a compté chez certains Acridiens jusqu'à douze chants différents, émis dans des circonstances bien définies), aussi nous contenterons-nous de ne faire état que des grandes catégories.

1. L'émission sonore ¹¹⁾ est, dans la plupart des cas, une manifestation du comportement sexuel: elle détermine en général une attraction d'un sexe vers l'autre, et conditionne l'accouplement.
2. Elle peut aussi être un „avertissement” ou une „menace” à l'égard d'un individu de même sexe le plus souvent, prélude de combat ou de fuite.
3. Elle est parfois liée au comportement collectif (groupement d'individus) ou social (possibilité d'échange d'informations).

Dans les cas 1, 2 et 3, l'émission est faite et reçue par des individus de la même espèce. Elle est un des éléments de cohésion — parfois le seul — de ces sortes d'unités biologiques que sont le couple, la société, et, en partie, le rassemblement grégaire.

4. Fréquemment, l'émission sonore est intégrée au comportement individuel, c'est à dire que sa finalité ne réside pas dans la réception du signal par un autre membre de l'espèce. C'est le cas des cris dits de „colère” ou „d'intimidation”, que produit l'animal dans une situation désagréable ou en présence d'un danger (aux prises avec un prédateur par exemple).

c) Les faits d'observation chez les Crabes.

Le tableau II indique assez clairement que ces faits ne sont pas nombreux: la stridulation a effectivement été entendue dans 6 genres, et pour 5 autres on a observé des mouvements qui semblent devoir mettre en action l'appareil stridulatoire. Nous avons regroupé dans le tableau III l'ensemble des données relatives aux espèces dont l'émission sonore a été signalée. Il ressort de ces observations que les émissions sonores chez les Crabes peuvent être réparties dans chacune des catégories précédentes.

¹¹⁾ De préférence au terme „stridulation” qui ne s'applique qu'aux émissions produites par friction, nous emploierons ici l'expression „émission sonore”, qui englobe tous les modes de production de bruits ou de sons.

TABLEAU III

Crabes dont la stridulation a été entendue, avec le nom de l'auteur de l'observation et les circonstances dans lesquelles celle-ci a été faite.

Les points d'interrogation qui figurent avant le nom de certains auteurs indiquent que ceux-ci n'ont pas effectivement entendu la stridulation, mais ont observé des mouvements qui très vraisemblablement en sont à l'origine.

ESPÈCE	AUTEUR DE L'OBSERVATION	DESCRIPTION DE LA STRIDULATION	CIRCONSTANCES
<i>Acanthocarpus bispinosus</i>	Rathbun, 1937	vibration intense	animal tenu à la main sous l'eau
<i>Matuta lunaris</i>	Ortmann, 1901	bruit d'un clou passant sur une lime	animal isolé dans son bocal
— <i>miersi</i>	Alcock, 1896 et 1902	bruit „musical” et chant du criquet	animal inquieté
— <i>banksii</i>	—	?	id. (?)
— <i>planipes</i>	— 1896	?	id. (?)
<i>Potamon</i> (espèces afri- caines)	Indigènes	„chant d'oiseau”	stridulation spontanée (?) dans le bocal
<i>Menippe frontalis</i>	Crane, 1947	„cri lointain d'oiseau”	animal inquieté
<i>Ocypode ceratophthalma</i>	Anderson, 1894	„coassement de gre- nouille”	bruit collectif des colonies d'animaux dans leur terrier
	Ortmann, 1901	bruit grave renforcé par la cavité du terrier	
— <i>macrocera</i>	Alcock, 1902	bourdonnement grave renforcé par le ter- rier	réaction à l'entrée d'un intrus dans le terrier
— <i>gaudichaudii</i>	Crane, 1941		id.
— <i>africana</i>	Dumortier, 1960	bruit d'un clou frot- tant sur une lime	animal inquieté
<i>Dotilla</i>	Aurivillius, 1893	bruissement de feuilles	bruit collectif de groupes en déplacem- ent de fuite
	Schmitt, 1931		
CAS PARTICULIER			
<i>Uca pugilator</i>	Dembowski, 1925	vibrations rapide du chélicépède	entrée d'un intrus dans le terrier
	Burkenroad, 1947	„faint, dry, deep, hol- low tapping” par vi- bration rapide du chélicépède	comportement sur le nocturne mais alarmé le jour avec les gestes du chélicépède

1. Comportement sexuel.

Nous avons déjà signalé (p. 137) les constatations faites par Burkenroad (1947) sur *Uca pugilator*. Cet auteur a constaté que, pendant la nuit, les rassemblements d'individus au bord ou à l'intérieur de leur terrier, exécutaient un concert de vibrations graves, produites par un mouvement, rapide (5 à 7 sec.) et de faible amplitude.

tude, du grand chélipède replié contre le corps. Il semble cependant que l'appendice n'entre en contact ni avec la carapace ou les pattes, ni avec le substrat (aucune empreinte n'est visible sur le sable après ce mouvement); le bruit produit résulterait plutôt de chocs au niveau des articulations. Burkenroad a pu observer de jour un spécimen se livrant devant son terrier à un comportement gestriculaire caractéristique („beckonning”); ayant provoqué de cette façon l'approche d'une ♀, il se précipita à l'entrée de sa galerie où il remplaça aussitôt les gestes de la pince par la vibration que nous venons de décrire. La ♀ continuant son chemin, le ♂ sortit de sa retraite et reprit son premier comportement.

Tweedie (1954) pense que chez *Metaplex elegans*, *Ilyoplax delsmanni* et *Sesarma versicolor*, (et vraisemblablement chez de nombreuses autres espèces dont le chélipède est brillamment coloré), le signal visuel et la stridulation pourraient également être associés.

Il est très vraisemblable que, dans d'autres genres, la stridulation puisse également avoir une signification sexuelle, permettant aux partenaires de se retrouver. Certains auteurs ont voulu limiter cette éventuelle possibilité aux espèces chez lesquelles l'appareil stridulatoire n'est présent que dans un seul sexe. C'est là une vue un peu simpliste du problème, car on connaît nombre de cas chez les Insectes (Acridiens par exemple), où la rencontre s'opère par les réponses alternées du ♂ et de la ♀.

2. Comportement de défense du territoire.

Ce comportement est fréquemment un prolongement du comportement sexuel, surtout lorsqu'il se manifeste entre individus du même sexe, et au moment de la période de reproduction. Cependant, comme il ne semble pas absolument lié à un état physiologique caractéristique de cette période, nous le considérons séparément.

Le défense du terrier par la stridulation a été maintes fois observée chez les Ocypodes. Nous avons déjà cité (pp. 135-136), les descriptions que plusieurs auteurs ont fait de ce comportement, dont l'effet presque immédiat est la fuite de l'intrus. Parfois, cependant, avant même que le propriétaire légitime ait réagi, le crabe que l'on essaye de faire entrer dans un terrier étranger, se dérobe autant qu'il le peut, soit qu'il reconnaisse visuellement qu'il n'est pas chez lui, soit qu'il soit informé par osmoréception que les lieux sont déjà occupés.

Chez *Uca pugnator*, Dembowski (1925) a observé un comportement comparable à celui signalé par Burkenroad dans cette même espèce (voir supra), mais non en relation avec la parade sexuelle. Dembowski a en effet noté une vibration rapide et de faible amplitude du chélipède à la cadence de 10 à 12 mouvements par seconde, accompagnant l'intrusion d'un ♂ dans un terrier occupé; le résultat de ce comportement est la sortie des deux animaux et le combat. Cet auteur a en outre constaté que la vibration artificiellement faite devant un terrier en faisait sortir l'occupant, qui peut aussi répondre en produisant à son tour la vibration caractéristique. Dembowski ne précise pas si cette vibration est audible, mais il est en tout cas certain qu'elle se transmet partiellement, sinon totalement, par le substrat. Le

stimulus peut donc être perçu par mécanoréception. De tels cas de sensibilité vibratoire sont bien connus chez les Araignées et chez certains Orthoptères.

Encore que les faits d'observation se limitent aux Ocypodes et à une espèce du genre *Uca*, il semble extrêmement vraisemblable que la défense du terrier par la stridulation puisse aussi se rencontrer chez des formes telles qu'*Ilyoplax* et *Macrophthalmus*, vivant également toutes deux en rassemblements assez importants.

3. Comportement collectif.

Trois noms illustrent cet autre exemple d'utilisation de la stridulation: *Ocypode*, *Uca* et *Dotilla*. Différents auteurs (voir p. 133-136) ont pu entendre sur les plages des chœurs d'Ocypodes stridulant dans leur terrier. De même, Burkenroad a constaté de nuit un comportement analogue chez *Uca pugilator*, utilisant pour ce faire la vibration de son chélicépède (v. p. 137). Il semble de plus qu'il se fasse, dans le cas de cette espèce, des réponses entre individus, l'émission de l'un entraînant et cascade celle des autres, fait souvent observé chez les Orthoptères.

La signification de cette activité sonore collective est inconnue, encore que chez *Uca pugilator* la possibilité d'un rôle sexuel soit, semble-t-il, à retenir. On ne doit cependant pas oublier que la présence de l'observateur peut ne pas être étrangère à ces manifestations, qu'il conviendrait alors de considérer comme réaction d'alarme.

De tels rassemblements d'animaux en activité sonore sont bien connus chez les Alphéides ainsi que chez les Acridiens et les Cigales. Pour ces dernières, ce comportement qui n'est pas directement lié à la sexualité, a pour effet de créer dans un espace restreint, un rassemblement spécifique de population où augmentent les chances de rencontre entre mâles et femelles, et où les risques d'hybridation sont réduits (Alexander et Moore, 1958). Une interprétation de même nature ne peut-être pas à rejeter ici.

Le cas des *Dotilla* est un peu différent, du moins si nous nous référons aux deux relations que nous avons trouvées dans la littérature (Aurivillius et Schmitt, voir p. 133). Ces crabes qui vivent en bandes, accompagnent leur fuite d'une sorte de bruissement qui dure jusqu'à la retraite dans les terriers. Partant de ces observations, on peut supposer que cette production sonore est susceptible d'intervenir, conjointement avec d'autres stimuli, dans le maintien de la cohésion du groupe, comme cela se passe vraisemblablement dans les essaims de Moustiques ou les vols d'Acridiens en phase grégaire (Haskell, 1957).

4. Comportement individuel.

C'est évidemment celui que l'on observe le premier et sans peine, car il suffit pour cela de saisir l'animal ou de l'effrayer. On a signalé une stridulation produite dans ces conditions dans les genres *Acanthocarpus*, *Matuta*, *Menippe* et *Ocypode*. Il est probable, qu'en dehors de l'intervention de l'Homme, ce comportement apparaît chaque fois que l'animal est en présence d'un ennemi.

Des faits comparables sont connus chez plusieurs Insectes: Criocères, Cerambycides (Coléoptères), Ephippigères (Orthoptères), Sphinx Tête de Mort (Lépidoptères), etc. . .

Comment peut-on interpréter — sur le plan de la physiologie nerveuse — une telle conduite? Il semble que la théorie des „activités de substitution” (displacement activities), telle que l’a définie Tinbergen, fournisse une explication acceptable. La perturbation profonde que représente pour l’animal la capture ou l’impossibilité de fuir, doit s’accompagner d’intenses décharges nerveuses qui ne trouvent plus d’effecteurs utilement disponibles, et auxquelles les mouvements de stridulation servent d’exutoire.

Sur le plan du comportement, la stridulation nous paraît à rapprocher des attitudes dites „effrayantes” que prennent dans des circonstances analogues les Mantes ou certains Papillons aux ailes ornées d’ocelles rappelant les yeux de Rapaces nocturnes.

La question néanmoins reste toujours posée de la valeur d’une telle émission sonore comme moyen de protection. Ce que l’on en sait chez les Insectes, où ces manifestations „d’intimidation” n’ont le plus souvent aucun effet sur l’adversaire, inciterait assez à les considérer, a priori, comme inefficaces. En effet, la disproportion est grande entre l’intense motivation (la faim) qui pousse le prédateur, et la surprise minime qu’il peut éprouver en entendant les cris de sa proie. Pourtant sur la plan théorique (où l’absence d’observations éthologiques nous contraint à demeurer), il paraît possible de supposer un effet protecteur à la stridulation des Crabes, en la rapprochant des colorations aposématisques de certains Insectes dont l’hémolymph renferme des substances vésicantes, ou qui sont pourvus de glandes à sécrétion nauséabonde. Les Oiseaux ou les Insectivores qui les avalent pour la première fois les rejettent aussitôt, et il se produit rapidement un conditionnement du prédateur, qui associe à la sensation désagréable éprouvée par le passé, la coloration vive de l’Insecte, auquel il évite alors de s’attaquer.

Dans le cas des Crabes stridulants, on peut supposer que le souvenir de la blessure ou de la douleur provoquée par la pince (comparable en tant que système défensif à la saveur ou à l’odeur repoussante de l’Insecte) reste lié à celui de la stridulation. Celle-ci peut alors, à elle seule, suffire à écarter l’ennemi. Le parallèle entre coloration aposématique et stridulation de défense est le suivant ¹²⁾:

Coloration aposématique ou stridulation	{	signal avertisseur (stimulus	{	goût désagréable
		conditionnel) rappelant à		ou
		l’attaquant qu’il a déjà été		douleur causée par
		associé à		le pincement

Il est néanmoins évident qu’un tel moyen de défense n’a de valeur adaptative qu’à l’échelon de la population, car nombre d’individus auront du périr avant que ne soit réalisé le conditionnement efficace du prédateur. En outre, un tel résultat ne saurait être acquis une fois pour toutes, et tout est remis en cause à chaque génération de l’adversaire.

¹²⁾ Alexander, A. J., (1958) a montré que la stridulation du Scorpion *Opisthophthalmus latimanus* Koch provoquait des réactions d’effroi chez certains animaux, mais que d’autres ne semblaient pas y être sensibles. Le hérisson mange immédiatement le Scorpion chez lequel l’appareil stridulatoire a été détruit; par contre, il hésite devant l’animal intact qu’on lui présente pour la première fois, mais apprend rapidement à dompter sa peur et à dévorer sa proie.

5. Origine et valeur adaptative de la stridulation.

Si les corrélations qu'il nous a semblé possible d'établir entre certains aspects écologiques et la possession d'appareils stridulatoires, sont parfois assez frappantes, elles ne suffisent évidemment pas à éclairer le problème de l'origine de ces dispositifs.

Cependant leur manque d'unité sur le plan morphologique, parfois sensible jusqu'au niveau du genre, leur dispersion dans la tribu et conséquemment l'absence de formes de passage, laissent assez supposer une création brusque.

Toutefois le nombre des exemples actuellement connus, incite à penser que l'appareil d'émission sonore s'est réalisé sous l'effet d'une de ces vastes poussées évolutives qui déterminent l'acquisition et le perfectionnement de comportements d'organes ou de processus physiologiques nouveaux. Beaucoup de groupes ont „ressenti” cette poussée et y ont donné des „réponses” spécifiques (et de ce fait variées) qui nous valent aujourd'hui le tableau d'une grande diversité dans les structures.

Il semble en outre que le phénomène stridulation, pour être compris, doive être replacé dans le contexte de l'Evolution générale. Les Brachygnathes, chez lesquels se rencontrent la majorité des formes stridulantes, témoignent incontestablement d'un dynamisme évolutif remarquable qui les a poussés à quitter le milieu marin ancestral pour conquérir des biotopes neufs tels que les eaux saumâtres, les eaux douces ou même la terre ferme. C'est chez eux aussi que sont apparus les comportements les plus complexes. On peut considérer que l'appareil stridulatoire est une des manifestations de cette force d'expansion, exercée dans le sens de la recherche de possibilités vitales nouvelles.

Considérant les Crabs Grapsoides, Tweedie (1954) pense que la sélection naturelle pouvait jouer sur des animaux également aptes à assurer leur subsistance, et vivant du surcroît dans un milieu où la nourriture n'est pas l'objet d'une compétition. Elle s'est alors exercée dans le sens de l'acquisition de dispositifs tels que les appareils stridulatoires, et de comportements propres à faciliter la pérennité de l'espèce (l'auteur accorde donc à la stridulation un rôle sexuel).

La question souvent posée de la valeur adaptative de la stridulation, c'est à dire du bénéfice qu'en retire l'individu, semble être en fait un faux problème, tant chez les Crabs que chez les autres Arthropodes. En effet, si la possession et l'usage d'un appareil d'émission sonore était un réel avantage, la sélection aurait dû aboutir à une prédominance des formes stridulantes. Or, celles-ci sont en fait une minorité, et les animaux dépourvus de ce „moyen d'expression”, néanmoins se nourrissent, se défendent, se rencontrent et se reproduisent tout aussi bien que les autres.

La plupart des activités animales sont fondées sur la réception de stimuli déclencheurs de conduites innées dont l'ensemble constitue le comportement. Chez certains, ces stimuli sont visuels, tactiles ou chimiques, chez d'autres ils sont acoustiques, mais il n'y a aucune raison de supposer que l'emploi de ces derniers soit plus avantageux pour l'espèce. Il y a une différence de nature, mais non une différence de fait ou de valeur.

Au terme de cette étude, un déséquilibre manifeste apparaît entre les données morphologiques, nombreuses, et les connaissances éthologiques, fragmentaires, et si les questions de comportement ont été abordées, c'est le plus souvent à l'aide d'hypothèses ou de comparaisons avec des groupes dont la biologie est incomparablement mieux connue. Pourtant ce que l'on sait déjà, donne à penser qu'une étude approfondie de ce comportement (comme elle a été faite pour les *Uca*) révélerait chez beaucoup d'espèces des niveaux psychiques d'organisation comparables à ceux des Insectes.

APPENDICE

L'audition. C'est Farre en 1843 qui le premier supposa que le statocyste des Crustacés pouvait avoir une fonction auditive. Cette idée devait être reprise par différents auteurs, et en particulier par Hensen (1863).

En fait, on ne croit plus aujourd'hui que cet organe puisse servir à la réception directe d'ondes sonores (Buddenbrock, 1945). Les récents travaux électrophysiologiques de Cohen (1955) sur *Homarus americanus* H. Milne Edwards, montrent que si le statocyste n'est pas sensible aux sons émis dans l'air ou dans l'eau (bruits divers, diapasons entre 128 et 320 Hz), il reçoit par contre les vibrations qui se communiquent au substrat, ainsi qu'en témoignent les potentiels recueillis sur le nerf dans ces conditions.

Rien ne permet de supposer qu'il en soit autrement chez les Crabes, encore qu'aucune recherche de même nature n'ait été faite, à notre connaissance, dans ce groupe.

Cependant, si le statocyste paraît être, entre autres choses, un organe mécanorécepteur, et non un véritable appareil auditif, il n'est pas impossible qu'un tel appareil puisse exister, au moins en tant que particularité spécifique. Dans cet ordre d'idées, Aurivillius (1893) a émis l'hypothèse que, chez certains Scopinerae, l'aplatissement ovalaire du mérus, qu'il nomme „tympan", pourrait représenter un organe d'audition (voir p. 133 et fig. 12). Plus récemment, Tweedie (1954) a envisagé la possibilité d'un rôle dans la réception des sons, pour les soies pectinées qui, dans plusieurs espèces du genre *Sesarma*, ornent la pince des mâles (fig. 22). Il nous paraît également possible de supposer un rôle identique aux poils que l'on observe souvent sur le corps (la fonction auditive de certains poils a été démontrée chez les Insectes).

Il va de soi que tout ceci est purement hypothétique, et que les seuls faits expérimentalement prouvés concernent uniquement la réception par le statocyste des vibrations transmises par le substrat.

BIBLIOGRAPHIE

- ALCOCK, A., 1896. Materials for a Carcinological Fauna of India. 2. The Brachyura Oxystomata. J. Asiat. Soc. Bengal, Calcutta, **65** (2): 134-296, pl. 6-8.
 —, 1900. Materials for a Carcinological Fauna of India. 6. The Brachyura Catometopa or Grapsoidae. Ibid., **69** (2): 279-456.
 —, 1902. A Naturalist in Indian Seas. London, pp. 1-XXIV, pp. 1-328, fig. 1-98.

- ALEXANDER, A. J., 1958. On the stridulation of Scorpions. *Behaviour*, **12**: 339-352.
- ALEXANDER, R. D. et MOORE, T. E., 1958. Studies on the acoustical behavior of 17-year cicadas. *Ohio J. Science*, **2**: 107-127.
- ANDERSON, A. R., 1894. Note on the sound produced by the Ocypode Crab, *Ocypoda ceratophthalma*. *J. Asiat. Soc. Bengal, Calcutta*, **63** (2): 138-139.
- AURIVILLIUS, C. W. S., 1893. Die Beziehungen der Sinnesorgane amphibischer Dekapoden zu Lebensweise und Atmung. *Nova Acta reg. Soc. Sci. Upsala* (3), **16**: 1-48, pl. 1-3.
- BALSS, H., 1921. Über Stridulationsorgane bei Dekapoden Crustaceen. *Naturwiss. Wochenschr.*, **20** n° 49: 697-701, 14 fig.
- , 1944. Decapoda. In: Dr. H. G. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, **5** (1), 7 fasc. 5: 577-669, fig. 613-740 (Stridulationsorgane, pp. 667-669).
- , 1956. *Ibid.*, fasc. 11: 1369-1504, fig. 1070-1130.
- , 1957. *Ibid.*, fasc. 12: 1505-1672, fig. 1131-1199.
- BARNARD, K. H., 1950. Descriptive Catalogue of South African Decapod Crustacea. *Ann. South Afric. Mus.*, **38**: 1-837, fig. 1-154.
- BARROIS, TH., 1888. Catalogue des Crustacés marins recueillis aux Açores. 110 pp., 8 fig., 4 pl.
- BOTT, R., 1955. Die Süßwasserkrabben von Afrika (Crust., Decap.) und ihre Stammesgeschichte. *Ann. Mus. Roy. Congo Belge, Tervueren. C.-Zoologie, Sér. III*, **1** (3): 209-352, 103 fig., 30 pl.
- BUDDENBROCK, W. VON, 1945. Decapoda. In: Dr. H. G. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, **5** (1) 7, fasc. 7: 863-1006, fig. 842-922.
- BURKENROAD, M. D., 1947. Production of sound by the Fiddler Crab, *Uca pugilator* Bosc, with remarks on its nocturnal and mating behavior. *Ecology*, **28** (4): 458-462.
- CALMAN, W. T., 1908. On a stridulating-organ in certain African River-Crabs. *Ann. Mag. Nat. Hist.* (8), **1**: 469-473, fig. 1-5.
- , 1909. — A Treatise of Zoology. VII. Appendiculata, 3. Crustacea: 1-346, 194 fig.
- CHACE, F. A., 1940. Reports on the scientific results of the Atlantis expeditions to the West Indies, under the joint auspices of the University of Havana and Harvard University. The Brachyuran Crabs. *Torreia*, **4**: 1-67, 22 fig.
- COHEN, M. J., 1955. The function of the receptors in the statocyst of the lobster *Homarus americanus*. *J. Physiol.*, **130**: 9-34.
- CRANE, J., 1941. Eastern Pacific Expeditions of the New York Zoological Society. XXVI. Crabs of the Genus *Uca* from the West Coast of Central America. *Zoologica*, **26** (3): 145-207, fig. 1-3, pl. 1-9.
- , 1947. *Ibid.* XXXVIII. Intertidal Brachygnathous Crabs from the West Coast of Tropical America with special reference to Ecology. *Zoologica*, **32** (2): 69-95, fig. 1-3.
- DEMBOWSKI, J., 1925. On the "speech" of Fiddler Crab *Uca pugilator*. *Trav. Inst. Nencki*, **3** (48): 1-7.
- DANA, J. D., 1852. Crustacea. United States Exploring Expedition during the years 1838, 1839, 1840, 1841, 1842. Part 1, **13**: I-VIII, 1-685. 1855. — Atlas, **13**: 1-27, pl. 1-96.
- DOFLEIN, F., 1904. Brachyura. In: *Wiss. Ergebn. Deutschen Tiefsee Exped. "Valdivia", 1898-1899*, **6** Jena, XIV + 314 pp., 68 fig. Atlas, 58 pl.
- EDMONDSON, C. H., 1935. New and rare Polynesian Crustacea. *Bernice P. Bishop Mus. Bull.*, Oceania Pap., **10**, n° 24: 3-40, fig. 1-11, pl. 1, 2.
- , 1959. Hawaiian Grapsidae. *Ibid.*, **22**, n° 10: 153-202, fig. 1-27.
- FARRE, A., 1843. On the organ of hearing in Crustacea. *Phil. Trans.*, **133**: 233-242.
- HANSEN, H. I., 1921. Studies on Arthropoda. I. 80 pp., pl. 1-4, Copenhagen.
- HASKELL, P. T., 1957. The influence of flight noise on behaviour in the desert Locust *Schistocerca gregaria* (Forskål). *J. Ins. Physiol.*, **1**: 52-75.
- HAY, W. P. et SHORE, C. A., 1918. The Decapod Crustaceans of Beaufort, N.C., and the surrounding region. *Bull. U.S. Bur. Fish.*, 1915-16, **35**, n° 859: 369-475, fig. 1-20, pl. 25-39.
- HENSEN, B., 1863. Studien über das Gehörorgan der Decapoden. *Zeitschr. Wiss. Zool.*, **13**: 319-342.
- HILGENDORF, F. 1869. Crustaceen. Baron Carl Claus von der Decken's Reisen in Ost Afrika in den Jahren 1859-1865, **3** (1): 67-116, pl. 1-6.
- KRAUSS, F., 1843. Die Südafrikanischen Crustaceen. Eine Zusammenstellung aller bekannten Malacostraca. Bemerkungen über deren Lebensweise und geographische Verbreitung, nebst Beschreibung und Abbildung mehrerer neuen Arten: 1-68., pl. 1-4.
- LANDOIS, H., 1874. Thierstimmen: I-IX, 1-229, fig. 1-65. Freiburg in Breisgau.

- LEACH, W. E., 1815-1875. Malacostraca Podophthalmata Britanniae; or Descriptions of such British Species of the Linnean Genus Cancer as have their Eyes elevated on Footstalks, 124 pp., 1-45.
- DE MAN, J. G., 1902. Die von Herrn Prof. Kükenthal im Indischen Archipel gesammelten Dekapoden und Stomatopoden. In: Kükenthal, W., Ergebnisse einer zoologischen Forschungsreise in den Molukken und Borneo. Abh. Senckenb. naturf. Ges., Frankfurt, **25** (3): 467-929, pl. 19-27.
- MONOD, TH., 1956. Hippidea et Brachyura ouest-africains. Mém. I.F.A.N., 45: 1-674, 884 fig.
- ORTMANN, A. E., 1901. Die Klassen und Ordnungen der Arthropoden, **5** (2), Crustacea. N° 2. Malacostraca: I-VIII, 1-1319, pl. 1-128. Leipzig (Stimmorgane: 1245-1249).
- RATHBUN, M. J., 1911. The Percy Sladen Trust Expedition to the Indian Ocean in 1905, 3 (11), Marine Brachyura. Trans. Linn. Soc. London, Zool., (2) **14** (2): 191-261, fig. 1-2, pl. 15-20.
- , 1918. — The Grapsoid Crabs of America. U.S. Nat. Mus. Bull., **97**, XXII + 445 pp., 172 fig., 161 pl.
- , 1930. — The Cancroid Crabs of America. Ibid., **152**, XVI + 609 pp., 85 fig., 230 pl.
- , 1937. — The Oxystomatous and allied Crabs of America. Ibid., **166**, VI + 272 pp., 47 fig., 86 pl.
- SCHMITT, W. L., 1931. Crustaceans. Smithsonian Scientific Series, pp. 87-247, pl. 32-71, fig. 4-44.
- SHEN, C. J., 1932. The Brachyuran Crustacea of North China. Zoologica Sinica, Peiping, (A) **9** (1), 320 pp., 171 fig., 1 carte, 10 pl.
- STEBBING, TH. R. R., 1893. A History of Crustacea, Recent Malacostraca. Intern. Scient. Series, London, **74**: I-XVIII, 1-466, fig. 1-32, pl. 1-19.
- TESCH, J. J., 1915. The Catometopous Genus Macrophthalmus as represented in the Collection of the Leiden Museum. XII. Zool. Meded. Leiden, **1**: 149-204, pl. 5-9.
- , 1918. The Decapoda Brachyura of the Siboga-Expedition. I. Hymenosomidae, Retroplumidae, Ocypodidae, Grapsidae and Gecarcinidae. In: Siboga-Expedition, **39** c (livr. 82): 1-148, pl. 1-6. II. Goneplacidae and Pinnotheridae, ibid., **39** c¹ (livr. 84): 149-295, pl. 7-18.
- TINBERGEN, N., 1952. The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 pp.
- TWEEDIE, M. W. F., 1948. Shore Crabs. Malayan Nat. J., **3** (3): 102-108, 6 fig.
- , 1954. Notes on Grapsoid Crabs from the Raffles Museum. N° 3, 4 and 5. Bull. Raffles Mus., Singapore, **25**: 118-128, fig. 1, 2.
- WARD, M., 1928. The habits of our Common Shore Crabs. Austr. Mus. Mag., **3** (7): pp. 242-247, photos.
- WEISS, O., 1914. Die Erzeugung von Geräuschen und Tönen. I. Die Produktion von Geräuschen und Tönen bei Arthropoden. Handb. Vergl. Phys., Winterstein. Jena: 249-281.
- WOOD-MASON, J., 1878. Stridulating Crustaceans. Nature, **18**: 53.

SUMMARY

Stridulation in Crabs is produced by the friction one against the other of two more or less differentiated zones. Schematically, the stridulating apparatus comprises two parts: one termed the *bars stridens* is adorned in relief which varies according to the species (striae, granules, beadings, rigid hairs, etc.), the other termed the *plectrum* is most often a raised ridged area or a sharp edge. In many cases the *bars stridens* is situated on the ventral surface of the cephalothorax and the *plectrum* on the cheliped. There are other methods, notably: friction of two segments (propodus and ischium) of the cheliped (*Ocypoda*), friction of the cheliped against another appendage, reciprocal friction of appendages, or of the chelipeds, etc.

The stridulating mechanism is only developed in the Brachygnatha (Brachyrhyncha) and the Oxystomata, but the phyletic relationships between the different families is not apparent in its structure: two related genera or even species of the same genus (*Ovalipes*) may have very different stridulatory formations.

Stridulation can be combined with four types of behaviour: sexual, defence of territory, social and "intimidation".

Various considerations and hypotheses are put forward regarding the ethological and evolutive value, and the origin, of stridulation.

A summary of what is known of hearing in Crustacea is given in an appendix.

THE OCCURRENCE OF SCYLLARUS PYGMAEUS (BATE) IN THE MEDITERRANEAN

BY

J. FOREST

Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris
and

L. B. HOLTHUIS

Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden

Scyllarus arctus (L., 1758) is one of the best known species of Mediterranean Crustacea, and already attracted the attention of early authors. So Rondelet (1551: 546, under the name *Squilla caelata sive Cicada Aeliani*) mentioned the occurrence of the species in the Mediterranean and provided an excellent figure and description of it. So far *S. arctus* has been considered to be the only representative of its genus in European and North African waters. Examination of various collections, however, has shown that a second species of *Scyllarus*, *S. pygmaeus* (Bate, 1888), occurs in the Mediterranean, where it is far from rare, but probably has always been mistaken for juvenile *Scyllarus arctus*. The differences between the two species are not very marked and may easily be overlooked; this is evidently the reason why *Scyllarus pygmaeus* has not been reported from the Mediterranean.

Scyllarus pygmaeus (Bate)

Arctus pygmaeus Bate, 1888, Rep. Voy. Challenger, Zool., 24: 73, pl. 10 fig. 4.

Arctus immaturus Bate, 1888, Rep. Voy. Challenger, Zool., 24: 71, pl. 10 fig. 3.

Arctus pygmaeus Bouvier, 1905, C. R. Acad. Sci. Paris, 140: 479.

Arctus pygmaeus Bouvier, 1905a, Bull. Mus. océanogr. Monaco, 28: 2.

Scyllarus pygmaeus Bouvier, 1915, C. R. Acad. Sci. Paris, 160: 288.

not *Arctus immaturus* Borradaile, 1916, Nat. Hist. Rep. Brit. Antarct. Exped., (Zool.) 3 (2): 91.

Scyllarus immaturus De Man, 1916, Siboga Exped., 39 (a2): 64.

Scyllarus pygmaeus De Man, 1916, Siboga Exped., 39 (a2): 65, 67.

Scyllarus arctus De Man, 1916, Siboga Exped., 39 (a2): 70.

Scyllarus pygmaeus Bouvier, 1917, Rés. Camp. sci. Monaco, 50: 105-108, 114, 115, pl. 10 figs. 4-6.

Scyllarus arctus juv. De Man, 1921, Zool. Meded. Leiden, 6 (2): 93, fig. 2.

Scyllarus pygmaeus Monod, 1932, Bull. Com. Étud. sci. Afr. Occid. Franç., 15: 467.

Scyllarus pygmaeus Bouvier, 1940, Faune de France, 37: 91.

Material examined (the abbreviations CZ, ML, MP, and ZSN stand for Collection R. Zariquiey Alvarez (Barcelona), Museum Leiden, Museum Paris and Zoological Station of Naples, respectively):

Mediterranean

Melilla, Spanish Morocco; June 1945; J. Rutlant. — 1 female (CZ).

Melilla, Spanish Morocco; December 1945; J. Rutlant. — 2 females (CZ).

- Rosas, N. E. Spain; September 1948; R. Zariquiey Alvarez. — 2 males, 1 female (CZ and ML).
 Cadaqués, N. E. Spain; dredged; 2 November 1958; R. Zariquiey Alvarez. — 2 males (CZ).
 Cadaqués, N. E. Spain; dredged, about 5 m deep; 11 January 1959; R. Zariquiey Alvarez. — 2 males (CZ and ML).
 Between Punta Oliguera and Isla Massina, Cadaqués, N. E. Spain; depth 32 to 35 m; vomited by a fish (*Scorpaena* spec.?); 15 August 1959; L. B. Holthuis. — 1 female (ML).
 Gulf of Naples, Italy; November 1878 to June 1879; A. A. W. Hubrecht. — 1 female (ML).
 Gulf of Naples, Italy; Zoological Station Naples; Collection E. Caroli. — 18 males and 28 females (6 ovigerous) (ZSN and ML).
 Marseilles, France?; E. L. Bouvier det. — 3 males, 4 females (2 ovigerous) (MP, old collection, with *S. arctus* and *S. bertholdii* Paulson, cf. infra, p. 162).
 Atlantic¹).
 Canary Islands, 28°57' N, 13°17' W; dredging no. 45; depth 1200 m; sand; 3 August 1882; "Travailleur" (doubtful data²) — 2 males, 1 ovigerous female (MP).
 Madeira, 31° N, 16°31' W; dredging no. 52; depth 100 m; coral, rocks, sand; 9 August 1882; "Travailleur". — 2 males, 2 females (1 ovigerous) (MP).
 Canary Islands, 28°48' N, 13°46' W; dredging no. 56; depth 162 m; sand, rocks; 28 June 1883; "Talisman" (doubtful data³). — 3 males, 5 females (2 ovigerous) (MP).
 Cape Verde Islands, 17° N, 25°03' W; dredging no. 107⁴); depth 90-75 m; sand, shells; 29 July 1883; "Talisman". — 1 male (MP).
 Fogo, Cape Verde Islands; station no. 34; depth 20-25 m; calcareous algae; 20 November 1959; "Calypso". — 1 male (MP).

The length of the males varies between 17 and 39 mm, that of the females between 23 and 54 mm. The twelve ovigerous females are from 23 to 54 mm long. Of six, the date of capture is known: the four atlantic ovigerous females of 25, 27, 23, and 34 mm were taken on 3 August 1882, 9 August 1882, and 28 June 1883, respectively, and the two mediterranean ones of 34 and 35 mm on 19 June 1952 and 28 June 1949. The largest specimen reported upon in the literature was definitely smaller than our largest specimen: Bouvier wrote (1915: 289) "ses plus grands exemplaires atteignent au plus 40 mm".

The species was originally described and figured by Bate (1888: 73, pl. 10 fig. 4) under the name *Arctus pygmaeus* after a specimen of 22 mm length from the Canary Islands. In the same publication Bate (1888: 71, pl. 10 fig. 3) described a new Scyllarid under the name *Arctus immaturus* from off Cape Verde, West Africa. According to Bouvier (1915: 290; 1917: 114, 115) the specimen of *A. immaturus* is nothing but the second Nisto-stage of *Scyllarus pygmaeus*. Under *Arctus immaturus*, Bate (1888: 72) also dealt with two specimens of

¹) Here are listed the "Travailleur" and "Talisman" specimens already mentioned by E. L. Bouvier in various papers (1905, 1905a, 1915, 1917, 1940) without complete collecting data.

²) The original collecting label has "Dragage n° XLV" but also "Profondeur 30". In the list of stations, the depth of this dredging is noted as 1200 m, and there is no station with a depth of 30 m; nevertheless some doubt exists about the correctness of the depth of 1200 m for the capture of *S. pygmaeus*.

³) The original label has "Dragage n° 56" but the depth ("Profondeur 30") agrees better with dredging no. 54, on the same day. The data relating to this latter station are: near La Bocayna, 28°48' N, 13°46' W; 182-259 to 30 m; sand, shells, stones; 8 hauls.

⁴) The original label has "Dragage n° 108" but the depth ("Profondeur 75") is that of dredging no. 107 (90-75 m). Besides, in the list of stations, no. 108 (318 m) is noted as "sondage sans dragage". Therefore the depth 318 m given by Bouvier (1915, 1917) is to be corrected to 90-75 m.

Scyllarus from the Canary Islands, which were collected by the Challenger Expedition together with the type of *S. pygmaeus*. Bate did not definitely assign these specimens to any species, but according to Bouvier (1917: 114) they are Nisto-stages of *Scyllarus arctus* (L.). The names *Arctus pygmaeus* Bate, 1888 and *A. immaturus* Bate, 1888, were first published in the same paper and for the purposes of nomenclature rank from the same date. It thus is up to the first reviser to decide which of the two names takes precedence over the other. This first reviser was Bouvier (1917: 115) who synonymized the two and used the name *Scyllarus pygmaeus* for the species. In his 1915 paper Bouvier, it is true, pointed out that one had to consider *Arctus immaturus* "presque sans doute, comme un représentant du second stade post-larvaire" of *Scyllarus pygmaeus*, but he did not definitely identify the two forms, this was done for the first time in his 1917 paper⁵. The specific name *pygmaeus* is thus the correct name for the species and that *immaturus* has to be treated as a junior subjective synonym.

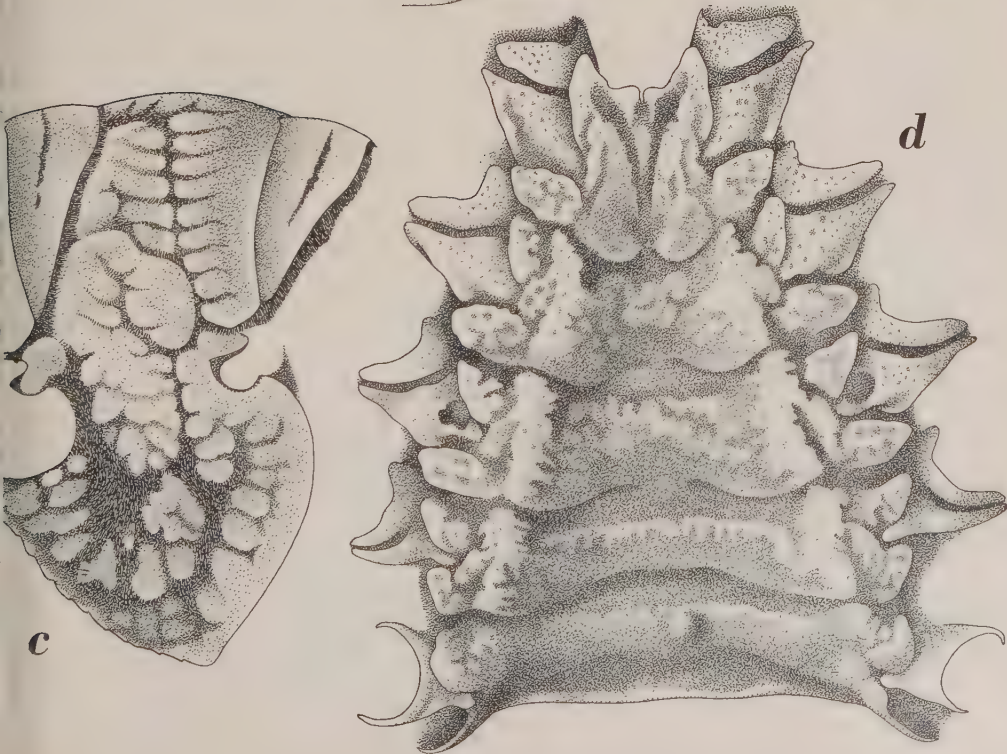
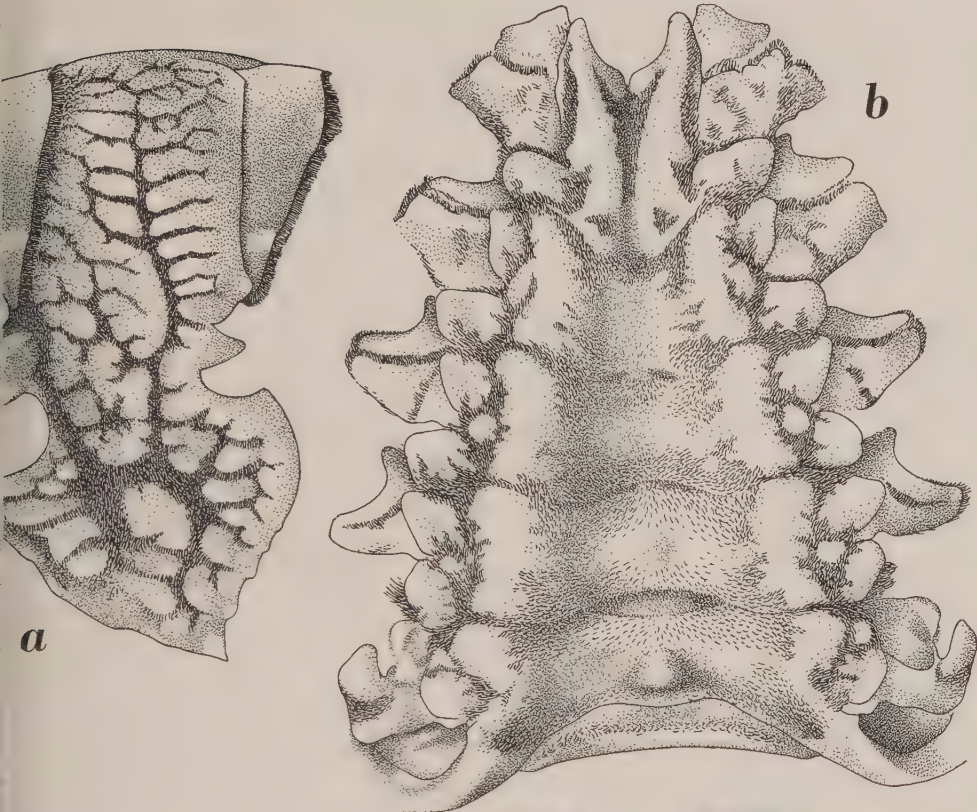
After the original publication *Scyllarus pygmaeus* was more or less forgotten till Bouvier between 1905 and 1917 in various papers dealt with material from the "Travailleur" and "Talisman" expeditions and from the cruises of the Prince of Monaco; in these publications he made the position of both *Scyllarus pygmaeus* and *Arctus immaturus* clear. In 1916 Borradaile with some doubt brought material from New Zealand waters to *Arctus immaturus*; it is evident that Borradaile's specimens are post-larval stages of a species of *Scyllarus* different from *S. pygmaeus* and can be left out of consideration here.

In his 1917 paper Bouvier provided excellent illustrations of the adult *Scyllarus pygmaeus*. In the same paper, in the text concerning *Scyllarus arctus* (: 107) Bouvier gave very useful characters for the distinction of *S. pygmaeus* from *S. arctus*. Most of these differences were found to be more or less distinct in our more extensive material, some proved too variable to be of much use. The differences that we found are the following:

1. The smooth anterior part of the tergites of the second to sixth abdominal somites—namely the part which slides under the preceding somite when the abdomen is fully stretched—shows in *Scyllarus pygmaeus* a distinct transverse groove on each half; this groove bears a row of posteriorly directed hairs (fig. 1c). In *Scyllarus arctus* there is no trace of either the grooves or the hairs, the anterior part of the tergites being perfectly smooth (fig. 1a).

⁵) In Bouvier's (1917) text on p. 114 line 8 from the top, there occurs a lapsus which obscures the meaning of the sentence. On this line the name *Arctus pygmaeus* must be replaced by *Arctus immaturus*, as is confirmed by what Bouvier wrote in the last paragraph of his p. 115.

Fig. 1. a, b, *Scyllarus arctus* (L.), female, 75 mm long, Punta de Cayals, Cadaqués, N. E. Spain, 18 August 1959. a, second abdominal somite and smooth anterior part of third somite, lateral view; b, thoracic sternum, ventral view. a, b, $\times 5$. c, d, *Scyllarus pygmaeus* (Bate), ovigerous female, 54 mm long, Gulf of Naples, Italy. c, second abdominal somite and smooth anterior part of third somite, lateral view; d, thoracic sternum, ventral view. c, d, $\times 6.5$. H. Heijn del.



2. In *Scyllarus arctus* the pleuron of the second abdominal somite has the tip acute and posteriorly curved (fig. 1a), while in *S. pygmaeus* it is blunt and directed ventrally (fig. 1c).

3. The four teeth on the posterior margin of the anterior calcified portion of the telson are more sharply pointed in *S. arctus* than in *S. pygmaeus*.

4. The teeth on the anterior dorsal margin of the antennular somite are better developed and more acute in *S. arctus* than in *S. pygmaeus*.

5. The anterior end of the thoracic sternum shows a deep notch with concave margins in *S. arctus* (fig. 1b); in *S. pygmaeus* this notch is much shallower, relatively wider, especially at the posterior end, and often with two tubercles in the middle (fig. 1d).

6. In *Scyllarus pygmaeus* the sternite of the fifth thoracic somite bears in the middle a conical tubercle (fig. 1d). In *S. arctus* this tubercle is antero-posteriorly compressed and never has a conical shape (fig. 1b).

7. The adult specimens of *Scyllarus arctus* are much larger than the largest adult specimens of *S. pygmaeus* known thus far; the former species may attain a length of more than 100 mm, while the largest specimen of *S. pygmaeus* so far known is 54 mm long.

Especially the characters listed here under nos. 1, 2, 5, and 6 prove to be constant and of high systematic value; they can be very easily used for the distinction of the two species. The characters mentioned under 3 and 4 are too variable to be of much direct use.

The first carcinologist who came to the conclusion that two species of *Scyllarus* are found in the Mediterranean evidently was the late Dr. Ernesto Caroli, who during his lifetime was librarian of the Zoological Station at Naples. The extensive collections of Mediterranean Decapoda brought together by Dr. Caroli and bequeathed by him to the Zoological Station, contain large series of both *Scyllarus pygmaeus* and *S. arctus* of various sizes. This material was examined by us when, at the invitation of the Direction of the Naples Zoological Station, we studied Dr. Caroli's collections during a visit to Naples in the spring of 1959. Several of the tubes with *S. pygmaeus* contained labels in Dr. Caroli's handwriting indicating that he considered the specimens to be juvenile *S. arctus*, which, however, were aberrant in that the pleopods were as in the adults. In one tube, however, a label was found with the indication "*Scyllarus pygmaeus?*". Dr. Caroli's long series of juvenile *Scyllarus arctus* and of *S. pygmaeus* made it possible for us to confirm his last mentioned supposition that the small specimens with well developed pleopods are not aberrant at all but represent a distinct species, which indeed is identical with *Scyllarus pygmaeus*. As far as is known to us Dr. Caroli has not published anything about his observations on the small *Scyllarus* specimens.

Another author who observed the differences between *S. arctus* and *S. pygmaeus* from the Mediterranean, be it without realizing that these differences are of a specific nature, was Dr. J. G. de Man. In his key to the species of the genus

Scyllarus, De Man (1916: 70) ranged *S. arctus* under the species with the "notch at the anterior extremity of sternum not deep and triangular, but presenting only a minute incision in the middle of the truncate, posterior margin". As De Man explained in a later paper (1921: 92-94) this statement was based on a mistake, since adult specimens of *S. arctus* have the "anterior extremity of the sternum with a deep triangular notch", and the shallow excavation according to De Man should be found only in very young specimens of *S. arctus*. His 1916 statement was based on such a "very young specimen", viz., a female from the Gulf of Naples, measuring 34 mm from the tip of the antennae to the tip of the telson. To illustrate the difference between this "young" specimen and the adult *Scyllarus arctus*, De Man (1921) figured the anterior end of the sternum of both (De Man, 1921, figs. 2 and 1 respectively). The "juvenile" female mentioned by De Man is still preserved in the collection of the Leiden Museum, it is the specimen listed above on p. 157, which between November 1878 and June 1879 was collected in the Gulf of Naples by Dr. A. A. W. Hubrecht, who during that time occupied the Dutch table at the Zoological Station of Naples. Examination of the specimen proved that it is not a juvenile *S. arctus*, but, as could already be surmised from De Man's figure, an adult specimen of *Scyllarus pygmaeus* (Bate), showing all the characters of the latter species. The fact that De Man had only this single specimen of *S. pygmaeus* at his disposal, while all of his *S. arctus* material was much larger explains why he failed to recognise it as belonging to a distinct species. The male specimen of 54 mm mentioned by De Man (1921) was in the same lot with the specimen of *Scyllarus pygmaeus* and proved to be the true *Scyllarus arctus*.

Monod's (1932) and Bouvier's (1940) publications contain no new data on the species.

In 1957 the first of the present authors (Forest) received for study from Dr. R. Zariquiey Alvarez of Barcelona three specimens of *Scyllarus* from Melilla, Spanish Morocco, which were found to differ from *S. arctus* and on examination proved to belong to *S. pygmaeus*.

In August 1959 the second author (Holthuis) at the invitation of Dr. Zariquiey Alvarez spent some time in Cadaqués on the Mediterranean coast of N.E. Spain, where in Dr. Zariquiey's company each morning a visit was made to the local fishermen who then had just returned with their catches. Fishing is done there with vertical nets which in the evening are placed in water of 5 to 35 m depth and are left out during the night, to be collected in the morning. The fish and edible Crustacea caught in this way were sold, but the other Crustacea were given by the fishermen to Dr. Zariquiey. On August 1959 a small Scyllarid was found on the bottom of one of the fishing boats, the specimen was covered by mucus and had evidently been vomited by a fish, presumable a specimen of *Scorpaena* which had been caught that morning. Examination of the Scyllarid, which was still in a pretty good condition, proved it to be a female of *Scyllarus pygmaeus*. This find caused Dr. Zariquiey and Holthuis to re-examine all of Dr. Zariquiey's *Scyllarus* material,

among which the specimens from Rosas and Cadaqués were found which are listed above. According to the fishermen small specimens of *Scyllarus*, when caught are usually immediately thrown back into the sea. *Scyllarus arctus*, namely, is sold for food, small specimens being returned into the sea in the hope that they may grow up to marketable size. This was given by the fishermen as the main reason why *S. pygmaeus* appeared so rarely in their catches.

The type locality of *Scyllarus pygmaeus* is off Gomera, Canary Islands, 28° 35' N 16° 5' W, depth 143 m (Bate, 1888). The other localities from where the species has been reported are Madeira, depth 100 m (Bouvier, 1915, 1917), Pico Fayal Strait, Azores, depth 98 m (Bouvier, 1917), the Canary Islands, depths 162 and 1200 m⁶) (Bouvier, 1905, 1905a, 1915, 1917), the Cape Verde Islands, depth 318 m⁷) (Bouvier, 1915, 1917) and 20-25 m ("Calypso", supra, p. 157). The type of Bate's *Arctus immaturus* came from off Cape Verde, West Africa (exact depth and other data unknown). Bouvier (1915: 288, footnote) remarked that he had examined a sample of *Scyllarus* specimens, which, according to the label, originated from the Mediterranean. This sample, apart from some 10 (actually 21) specimens of *Scyllarus arctus*, contained 5 (actually 7) specimens of *S. pygmaeus*. But as in the same lot two specimens of the Chinese species *Scyllarus haanii* Berthold (= *S. bertholdii* Paulson) were found, the correctness of the label proved to be questionable. According to Bouvier, therefore, this material could not be used as a proof for the occurrence of *Scyllarus pygmaeus* in the Mediterranean, though he thought it very likely that the species would ultimately be found there (Bouvier, 1917: 107). This last supposition has now proved to be entirely correct. Bouvier's idea that *Scyllarus pygmaeus* is a species restricted to deeper water ("*S. pygmaeus* provient vraisemblablement d'une adaptation de l'*arctus* aux profondeurs", Bouvier, 1940: 91) is erroneous since the Mediterranean specimens listed above for the larger part, and the one caught by the "Calypso" Expedition off the Cape Verde Islands do not originate from deep water. Unfortunately we know very little about the exact depth at which the Mediterranean specimens were taken, the only positive information is that concerning two specimens from Cadaqués, one of which was taken at about 5 m depth, the other between 32 and 35 m, but none of the Spanish specimens can have been caught at depths of more than 50 m. The present material thus not only extends the known horizontal range of the species, but also the vertical.

RÉSUMÉ

Scyllarus pygmaeus (Bate), espèce connue de l'Atlantique orientale, depuis les Açores et les Canaries jusqu'aux îles du Cap Vert, est signalé pour la première fois avec certitude en Méditerranée où ce petit Scyllare, qui n'est pas rare, a jusqu'à présent été en général pris pour un jeune *S. arctus* (L.).

Ces deux espèces, assez proches, présentent cependant un certain nombre de différences constantes. *S. pygmaeus* se distingue en particulier de *S. arctus* par la présence d'un sillon pilifère transverse sur

⁶) Doubtful depths. See p. 157, footnotes 2) and 3).

⁷) Actually 90-75 m. See p. 157, footnote 4).

la partie antérieure lisse des tergites abdominaux, par le pleuron du 2e tergite abdominal qui est arrondi au lieu d'être en pointe aiguë dirigée vers l'arrière, par l'échancrure antérieure du sternum thoracique moins profonde et plus large, et enfin par la forme du tubercule médian sur le sternite du 5e somite thoracique qui est régulièrement conique et non comprimé antéro-postérieurement. D'autre part le plus grand *S. pygmaeus* connu ne mesure que 54 mm de long, alors que *S. arctus* dépasse fréquemment la taille de 100 mm.

Si *S. pygmaeus* n'a jamais été signalé de façon certaine en Méditerranée, l'examen de la collection de la station zoologique de Naples a montré que le Dr. Caroli avait séparé des jeunes *S. arctus* une série de *S. pygmaeus*, en les rapportant avec doute à cette dernière espèce. Quant à De Man qui a eu entre les mains un *S. pygmaeus*, il a considéré qu'il s'agissait d'un *S. arctus* juvénile.

Une partie des specimens méditerranéens mentionnés ici appartiennent à la collection R. Zariquiey et proviennent d'une profondeur inférieure à 50 m, de la région de Cadaqués et de Rosas. Un autre individu a été récemment capturé aux Îles du Cap Vert (Expédition de la "Calypso") par 20-25 m de fond. On doit donc considérer comme inexacte l'hypothèse de E. L. Bouvier selon laquelle *S. pygmaeus* représenterait une adaptation de *S. arctus* aux profondeurs.

LITERATURE CITED

- BATE, C. S., 1888. Report on the Crustacea Macrura collected by H. M. S. Challenger during the years 1873-76. Rep. Voy. Challenger, Zool., **24**: i-xc, 1-942, textfigs. 1-76, pls. 1-150.
- BORRADAILE, L. A., 1916. Crustacea. Part I. Decapoda. Nat. Hist. Rep. Brit. Antarct. Exped. (Zool.) **3** (2): 75-110, figs. 1-16.
- BOUVIER, E. L., 1905. Sur les Palinurides et les Eryonides recueillis dans l'Atlantique oriental par les expéditions françaises et monégasques. C. R. Acad. Sci. Paris, **140**: 479-482.
- , 1905a. Palinurides et Eryonides recueillis dans l'Atlantique oriental pendant les campagnes de l'Hirondelle et de la Princesse-Alice. Bull. Mus. océanogr. Monaco, **28**: 1-7.
- , 1915. Sur les formes adaptatives du *Scyllarus arctus* L. et sur le développement post-larvaire des Scyllares. C. R. Acad. Sci. Paris, **160**: 288-291.
- , 1917. Crustacés décapodes (Macroures marcheurs) provenant des yachts Hirondelle et Princesse-Alice (1885-1915). Rés. Camp. sci. Monaco, **50**: 1-140, pls. 1-11.
- , 1940. Décapodes marcheurs. Faune de France, **37**: 1-404, textfigs. 1-222, pls. 1-14.
- MAN, J. G. DE, 1916. Families Eryonidae, Palinuridae, Scyllaridae and Nephropsidae. The Decapoda of the Siboga Expedition. Part III. Siboga Exped., **39** (a2): 1-22, pls. 1-4.
- , 1921. On three macrurous Decapod Crustacea, one of which is new to science. Zool. Meded. Leiden, **6**: 92-96, figs. 1, 2.
- MONOD, T., 1933. Sur quelques Crustacés de l'Afrique Occidentale. (Liste des Décapodes mauritaniens et des Xanthidés ouest-africains). Bull. Com. Étud. sci. Afr. occ. Franç., **15**: 456-548, figs. 1-26.
- RONDELET, G., 1554. Libri de Piscibus Marinis, in quibus verae Piscium Effigies expressae sunt. Quae in tota Piscium Historia contineantur, indicat Elenchus Pagina nona et decima: 1-583, figs.

NOTES AND NEWS

ON A PORCELAIN CRAB, *PETROLISTHES OHSHIMAI* (MIYAKE) FROM CHRISTMAS ISLAND, INDIAN OCEAN, WITH A NOTE ON THE GENUS *NEOPETROLISTHES* MIYAKE

BY

D. S. JOHNSON

University of Malaya in Singapore

In October 1959 I received from Christmas Island, Indian Ocean, a single male measuring 12.5 mm in carapace length, of a striking Porcellanid which had been collected by J. Roux from a giant sea-anemone. My thanks are due both to the collector and my colleague, Mr. Roland Sharma, who has organized the dispatch of specimens of interest from Christmas Island to the Zoology Department of the University of Malaya in Singapore.

The specimen proved to be identical with the species described by Miyake (1937) as *Neopetrolisthes ohshimai*. The type locality for this species is Ishigaki I. in the Ryū Kyū Islands. Miyake (1943) later reported it from the Palau Islands and the Great Barrier Reef. So far then the species has only been known from the western portion of the Pacific Ocean. The present Indian Ocean record represents a considerable extension of its known range. (See also Gordon, p. 165 of this issue).

Miyake considered that his species should be placed in a separate genus from *Petrolisthes*. His new genus was established because in the present species: the carapace is supposed to be strongly convex; the eyes are rather small; the wrist is supposed to be very short; the ambulatory legs are said to be sub-cylindrical; the propodi and dactyli of the ambulatory legs are unarmed; and the exoskeleton is hard, polished, and hair-free. Having examined the present specimen it is my belief that Miyake has over-estimated the significance of these characters.

The elongate body is deeper than is usual in *Petrolisthes* and the dorsal surface of the carapace is somewhat convex, so that in both these features the animal bears some resemblance to members of the genus *Pachycheles*. Nonetheless these differences from the norm do not obscure the general *Petrolisthes*-like facies. The general outline of the carapace in dorsal view and the form of the front are both *Petrolisthes*-like. The eyes are smaller than is usual in *Petrolisthes*; but they are still well-developed. The eye-reduction has presumably come about in connection with the commensal habits of the species. The ease with which eye-reduction can occur in the Crustacea renders this minor degree of reduction an unsafe character.

on which to establish a genus. The chelipeds are essentially of normal *Petrolisthes* form. Their most striking feature is the extreme compression and great depth of the palm. The carpus is shorter than in most species of *Petrolisthes*; but it cannot in my opinion, be considered to be very short. Its shape and armature are paralleled by several species of *Petrolisthes*. The ambulatory legs are less compressed than is normal in *Petrolisthes*; but it is somewhat of an exaggeration to describe them as being sub-cylindrical. The lack of armature of the propodi and dactyli can be considered an extreme manifestation of a tendency towards loss of spines on the ambulatory legs shown by several species of the genus. Similarly, the hard, polished exoskeleton and lack of setation represent extremes of tendencies shown by other species. It thus seems to be unreasonable to recognize the genus *Neopetrolisthes*, though it may possibly be acceptable as a subgenus. Thus the present species should be called *Petrolisthes ohshimai* (Miyake).

The colouration of *P. ohshimai* is very striking and distinctive. The whole of the carapace, including the pterygostomial regions but excluding the frontal lobe, is closely covered with numerous small purple dots. A similar patterning of dots occurs on the dorsal facies of the meri and carpi of the chelipeds and on the upper portions of the palms. The frontal lobe, the distal ends of the carpi, the lower portions of the palms and of the fingers are ivory to light stone in colour.

REFERENCES

- MIYAKE, S., 1937. A new crab-shaped Anomuran living commensally with a gigantic sea-anemone (*Neopetrolisthes ohshimai* gen. et sp. nov.). Zool. Mag. Tokyo, **49** (1): 34, 2 figs.
—, 1943. Studies on the crab-shaped Anomura of Nippon and adjacent waters. Journ. Dept. Agric. Kyusyu Imp. Univ., **7** (3): 49-158. (N. ohshimai on p. 101, fig. 31).

ADDITIONAL NOTE ON THE PORCELLANID SEA-ANEMONE ASSOCIATION

BY

ISABELLA GORDON

British Museum (Nat. Hist.), London

This would seem to be the appropriate place for some additional information on the association of the Porcellanid, which Johnson now calls *Petrolisthes obscurus* (Miyake), with species of the giant sea-anemone *Stoichactis*. Some of the literature on this subject is not readily available; for example, Miyake, 1940, which he himself cites in two later publications, has not as yet appeared even in title in the Zoological Record, nor have I seen it. Miyake, 1942 is listed in the Record for 1952 as "not seen" and Miyake 1943 in the Record for 1950 as "not seen. Abstract in *Jap. J. Zool.* 10, 1943, p. (17)". It is scarcely surprising, therefore, that McNeill (1953) knew only of Miyake's 1937 paper and thought that he was recording *Neopetrolisthes obscurus* for the second time.

It was probably in his 1940 paper that Miyake first added the Great Barrier Reef to his own Ryū-Kyū and Palau Islands localities—on whose authority I do not know, for it seems that he himself had no Australian material. Perhaps he had seen a joint paper by McCulloch and McNeill (1923, p. 58); of the prawn *Periclimenes* (*Ancylodactylus*) *brevicarpalis* (Schenk) they write: "This species is very common on the Barrier Reef in association with *Discosoma*, together with small fishes (*Amphiprion percula*) and an unidentified crab of the family *Porcellanidae*. All three commensals are very brilliantly coloured and are peculiarly helpless when deprived of the protection of their host." The term "very common" is hardly applicable to the Porcellanid since McNeill (1953, p. 90), in addition to a female specimen from the Fiji Islands, only mentions one other small female collected by McCulloch from Hope Island, off Cooktown, North Queensland (presumably in 1918 when he obtained his *Periclimenes* material).

Or perhaps one of Miyake's colleagues who specializes in Coelenterata knew of Saville-Kent's book in which, as far as I know, the association between a Porcellanid and giant sea-anemones is mentioned for the first time (Kent, 1897, p. 220, Pl. 39). This work is cited in a footnote by McCulloch and McNeill (1923, p. 58) and also by McNeill (1953, p. 90), who says that Kent's record was from the Great Barrier Reef. Kent knew of the commensal fishes and Palaemonid prawns of *Discosoma baddonii* and *D. kenti* in his earlier work (1893, p. 145, Chrom. Pl. II), to which he often refers in the 1897 volume, so that it is by no means always easy to determine whether he is referring to localities in Eastern or Western Australian waters. The relevant chapter of the later (1897) work deals mainly with Western Australian waters around Roebuck Bay and the Lacepede Islands. On p. 219 he states that he found there the same two species of *Discosoma* (now = *Stoichactis*) as are common in the Torres Straits and on the Barrier Reef. He adds

that he was able to make additional observations, and got satisfactory photographs, 'which invite brief notice or reproduction in this Chapter'. And on the following page he gives just such a brief notice of the undetermined Porcellanid commensal; the accompanying photograph shows a sea-anemone with three attendant fishes and one Porcelain Crab. This I think shows conclusively that his locality was in Western Australia, in the Indian Ocean not so very remote from Christmas Island, the latest locality (Johnson, 1960).

Miyake seems to have had the following material: in 1937, mention is made only of the male holotype and female allotype; in 1942 he examined, from three localities in the Palau Islands, a total of 9 ♂ and 7 ♀, five of which were ovigerous (May, June); in 1943 he examined 4 ♂ and 3 ♀, four of which were ovigerous, which had been collected after 1937 from the type locality, Ishigaki I., Ryū-Kyū. He gives excellent figures in black and white, showing the colour pattern by means of spots and shading, and a photograph. Under *habitat* he says that *Neopetrolisthes ohshimai* is: "Commonly found residing commensally in the oral cavity of *Stoichobactis kenti* (Haddon and Shackleton), measuring from 15 to 40 cms in diameter seldom also inside *Stoichobactis Haddonii* (Saville-Kent). In the host animals, these Porcellanid crabs are associated with a few prawns, *Periclimenes* (*Ancyllocaris*) *brevicarpalis* (Schenkel) ¹ and pretty fishes, *Actinicola percula* (Lacépède), *Amphiprion polymus* (Linnaeus) and *Amphiprion frenatus* Brevoort. In coral reefs of the type-locality, in addition to the associates enumerated above, there were found a few snails, *Coralliophila stearnsii* Pilsbry, attached to the outer surface of the body of the Anemone. This snail has not yet been found in Palau Islands." (Miyake, 1942, p. 352-353).

REFERENCES

- JOHNSON, D. S., 1960. On a Porcelain Crab, *Petrolisthes ohshimai* (Miyake), from Christmas Island, Indian Ocean, with a note on the genus *Neopetrolisthes* Miyake. *Crustaceana*, **1** (2): 164-165.
- KENT, W. S., 1893. The Great Barrier Reef of Australia, its products and potentialities. London, 4°. pp. xxvi + 378, illustrated.
- , 1897. The Naturalist in Australia. London, 4°. pp. xv + 302, illustrated.
- MCCULLOCH, A. R. and MCNEILL, F. A., 1923. Notes on Australian Decapoda. *Rec. Austr. Mus.* Sydney, **14** (1): 49-59, 2 text-figs, pls. ix-xi.
- MCNEILL, F. A., 1953. Carcinological Notes No 2. *Rec. Austr. Mus. Sydney*, **23** (3): 89-96, pl. vii.
- MIYAKE, S., 1937. A new crab-shaped Anomuran ... (*Neopetrolisthes ohshimai* gen. et sp. nov.) *Zool. Mag. Tokyo* **49**, (1): 34-36, 1 fig.
- , 1940. Various kinds of crabs in the South Sea Islands under Japanese mandate. *Bull. South Sea Assoc. Tokyo*, **3** (6). [Not seen.]
- , 1942. Studies on the Decapod Crustaceans of Micronesia III. Porcellanidae. *Palao trop. biol. Stat. Studies, Tokyo II* (3): 329-379, 35 text-figs., 1 pl. (*N. ohshimai*, pp. 350-353, text-figs. 13 and 14, Pl. I, fig. 5).
- , 1943. Studies on the crab-shaped Anomura of Nippon ... *Journ. Dept. Agric. Kyūshū Imp. Univ.*, **7** (3): 49-158, 62 text-figs. (*N. ohshimai*, pp. 101-2, fig. 31).
- SAVILLE-KENT, see KENT, W. S.

¹ Now *Periclimenes* (*Harpilius*) *brevicarpalis* (Schenkel, 1902) — see Holthuis, 1952. *Siboga Monog.* XXXIX a¹⁰, pp. 10 and 69 for references, synonymy, distribution, etc.

AUFTRETEN VON *LEPTINOGASTER HISTRIO* (PELSENEER)
(COPEPODA CYCLOPOIDEA, CLAUSIDIIDAE)
AN DER ELBEMÜNDUNG

VON

UWE JEPSEN

(Aus der Hydrobiologischen Abteilung des Zoologischen Staatsinstitutes und Museums Hamburg)

Das Auftreten des cyclopoiden Copepoden *Leptinogaster histrio* (Pelseneer) im Bereich der Elbemündung (Nord-Deutschland) erweitert die bisherigen Kenntnisse über die Verbreitung dieses Parasiten. Bocquet und Stock (1958) berichten über das Vorkommen von *L. histrio* in den Mollusken *Abra alba* (Wood) und *Macoma balthica* (L.) im Ärmelkanal und an der niederländischen Küste.

Im Gebiet der Elbemündung ist *L. histrio* in *Macoma balthica* im Watt und im tieferen Wasser anzutreffen. Das Vorkommen des Copepoden wurde zuerst Anfang August 1959 im Duhner Watt bei Cuxhaven festgestellt. Der Beobachtungszeitraum erstreckte sich von August bis Mitte Oktober 1959. *Leptinogaster* konnte auch an *Macoma* aus 13 m Wassertiefe im Elbestrom in der Nähe des Feuerschiffes „Elbe 3“ nachgewiesen werden. Die Verbreitung des Parasiten im weiteren Bereich der Deutschen Bucht wurde nicht untersucht. So ist z.B. nicht bekannt, ob er auch an der Küste Schleswig-Holsteins vorkommt.

Im Duhner Watt bei Cuxhaven ist offensichtlich der grösste Teil des *Macoma*-Bestandes infiziert. Die Parasiten wurden stets in der Mantelhöhle gefunden, oft neben vielen kleinen (bis zu 1 mm) auch 2 bis 3 grosse Exemplare (2-3 mm) in einer Muschel. Junge Exemplare von *Macoma* von etwa 8-12 mm Grösse waren nur von maximal 1 mm grossen Parasiten infiziert. Weibchen des Parasiten mit den 2 länglichen Eiersäcken wurden — abweichend von den Beobachtungen Bocquets und Stocks — auch noch Anfang Oktober festgestellt.

Viele befallene Muscheln lebten noch eingegraben, etliche jedoch lagen auf dem Boden. Die eingegrabenen *Macomen* waren aber auch — im Gegensatz zu den nicht parasitierten Muscheln — in geringerer Tiefe als üblich zu finden. Ihre Schalen waren stets geschlossen. Dagegen lagen auf dem Boden zahlreiche Exemplare mit halb oder ganz geöffneten Schalen und geschädigtem Weichkörper. Dem Boden entnommene, infizierte *Macomen* waren offensichtlich nicht in der Lage sich wieder einzugraben.

Wurden befallene Muscheln in ein Aquarium gebracht, so war im Verlauf von wenigen Tagen zunächst die Abschnürung kleiner ringförmiger Abschnitte der Siphonen festzustellen; darauf klafften die Schalenhälften leicht auseinander, ohne sich wieder zu schliessen; der Weichkörper war dann bereits in Zerfall begriffen. Die Zeitspanne zwischen Infektion und Absterben der Muscheln konnte noch nicht ermittelt werden. Worauf die Schädigung durch *Leptinogaster* im einzelnen zurückzuführen ist, bleibt noch zu klären, ebenso der Entwicklungsgang des Parasiten.

Bei früheren Untersuchungen im Duhner Watt (1954-1958) wurde *Leptino-*

gaster nicht gefunden. Es ist unwahrscheinlich, dass der Parasit damals übersehen wurde. Der Salzgehalt des Wassers in der Elbemündung war im Jahre 1959 besonders hoch (im Duhner Watt durchschnittlich 25 ‰), das ist etwa 5 ‰ höher als in den vorangegangenen Jahren. Unter Berücksichtigung der bisher bekannten Verbreitung von *Leptinogaster* könnte man das Erscheinen dieses Parasiten im Gebiet der Elbemündung im Jahre 1959 vielleicht in Zusammenhang bringen mit der temporären Erhöhung des Salzgehaltes. Eine Klärung der Ursachen für diese — temporäre oder konstante? — Arealvergrößerung des Parasiten wird erst nach Prüfung des Bestandes in den nächsten Jahren möglich sein.

ZITIERTER ARBEIT

BOCQUET, C. & J. H. STOCK, 1958. Copépodes parasites d'Invertébrés des côtes de la Manche. IV. Sur les trois genres synonymes de Copépodes Cyclopoïdes, *Leptinogaster* Pelseneer, *Strongylopleura* Pelseneer et *Myocheres* Wilson (Clausidiidae). Arch. Zool. exp. gén., **96**, N. & R. (2): 71-89, figs. 1-6.

Eingegangen: 5 Dezember 1959

NOTE ON THE DECAPOD CRUSTACEAN FORM *STYGIOMEDUSA FABULOSA* RUSSELL

BY

ISABELLA GORDON

British Museum (Natural History), London

Recently Dr. F. S. Russell, C.B.E., F.R.S. has announced the discovery of a remarkable new viviparous deep-sea medusa (Nature, 184, no. 4698 for Nov. 14, 1959: 1527-1529). A Decapod larva taken from the stomach of this medusa belongs to the bathypelagic and pelagic genus *Eryoneicus* Spence Bate, 1882. When divested of a thin coating of mucus derived from the medusa, the *Eryoneicus* proved to be complete and in good condition, although the globular carapace (length about 19 mm) is somewhat flattened and crumpled. According to the key given by Bouvier (1917, p. 58-60), it is referable to *Eryoneicus faxoni* Bouvier, 1905. It agrees well with the descriptions and figures of that species in Selbie (1914, p. 29, pl. iv fig. 1) and Bouvier (1917, p. 78, pl. iv fig. 14). The formula for the mid-dorsal carapacial spines is as follows:

2 (rostral), 1, 2, 1 (pilier) + 1 + 1 : 2, 2, 1 (pilier), 2.

The colon indicates the position of the cervical furrow. The two modified spines with a few thorns on the blunt apex ('piliers' of Bouvier) are present in most *Eryoneicus* larvae. The only unusual feature of the arrangement in this specimen is that the anterior modified spine is followed by two simple spines which, with it, form a group of three. Generally in *E. faxoni* there is only one normal spine between the first 'pilier' and the cervical furrow; but, as pointed out by Bernard (1953, p. 5), there is a good deal of variation in the arrangement

of the mid-dorsal carapacial and abdominal spines. Certain authors consider the modified spines ('piliers') as homologous with the dorsal organ of Branchiopoda, but Bernard (1953, p. 6, footnote) questions this since they are sometimes replaced by normal sharp spines (*cf.* Gurney, 1942, p. 111).

The present day Eryonidea (Macrura Reptantia), to which *Eryoneicus* belongs, are relicts of a group that flourished in the Jurassic. When Spence Bate described the first known specimen of *Eryoneicus*, obtained by the 'Challenger' off the Canary Islands, he wrote: "the possibility has occurred to me of its being a young and immature form of some species allied to *Polycheles*" (Bate, 1888, p. 125). And, as Gurney (1942, p. 228) says: "It is now fully established that *Eryoneicus* is the post-larval, or natant, stage of *Polycheles*, but nothing is known of the earliest stages, and the transformation to the adult form has not been seen." At that time only 57 individuals pertaining to 13 species were known. Recently Bernard (1953) has reported on the rich 'Dana' collection comprising 267 specimens referable to 34 species. It seems that many more species of living Polychelidae have yet to be discovered. Altogether 37 species of *Eryoneicus* are known (13 of which are too young to be named) as against 29 adult species. Of these 27 do *not* correspond with described adults and of the latter the *Eryoneicus* stages of 19 species have not been obtained. Bernard estimates the living species of Eryonidae at about 56. Moreover, the 'Dana' material included a series of developmental stages of several of the more common species. The longest series, that of *Eryoneicus spinoculatus* Bouvier, varied in length from 2.4 to 38.9 mm (total length of larva) and have been referred to stages II to XV (Bernard, 1953, pp. 36-37). Of *E. faxoni* he had 47 specimens, measuring from 4.3 to 42.9 mm in length and representing stages IV to XVI. The youngest stages are clearly recognizable as *Eryoneicus* forms, which proves conclusively that *Amphion* is not the early larva of the Eryonidea (see Bouvier 1940, p. 74); as Gurney (1942, p. 223) says, *Amphion* is undoubtedly a Caridean larva.

Eryoneicus faxoni is now generally accepted as the natant stages of *Stereomastis sculpta* (S. I. Smith, 1880)—see Sund (1915), Calman (1925, p. 18) and Bernard (1953, p. 45). The benthonic adult is relatively common in depths of 460 to 2,900 m in most warm and temperate seas; in the eastern Atlantic it has been recorded from S. W. Ireland to the Cape; in the Mediterranean it occurs at its maximum depths off Sardinia. *Eryoneicus faxoni* stages are found nearer to the continental slope than those of *E. spinoculatus*, only 4 out of 61 being more than 150 kms "de tout plateau continental, peut-être entraînés au large par des courants profonds" (Bernard, 1953, p. 43 and map). The vertical range is probably from 1,500 to 3,500 m; Bernard's table on p. 44 shows only 12 out of 50 larvae taken with 2,000 m of cable or less. Of these, two were taken with 300 and 800 m of cable respectively "mais dans des régions à courants ascendants intense, où leur présence est peut-être fortuite". The other 38 were taken with 2,500-5,000 m of cable. Moreover, Bernard (1953, p. 45; p. 80, fig. 33) says that *E. faxoni* is much more restricted ecologically than some of the other species, since in the

depths which it inhabits, it avoids waters which are too warm, too cold or too oxygenated.

This is, to my knowledge, the first record of an *Eryoneicus* taken from a deep-sea medusa. Little is known of the food of the *Eryoneicus* stages. As a rule the stomachs of these larvae are empty "soit par inanition, soit parce que les larves cessent de manger avant et après la mue". Five large larvae in the 'Dana' collection, which were particularly well preserved, yielded some interesting results. The details of the examinations are given by Bernard on pp. 79-80; they indicate that the principal food is Coccolithophorids, Diatoms and above all Coelenterates.

- i) A larva of *E. puritani* Lo Bianco, taken off Liberia with 1,000 m of cable, had chiefly débris of Coelenterates and nematocysts—563; *Thoracosphaera pelagica* (reputed to be rare)—21 and a few Diatoms, Radiolarians, etc. Judging by the size of the nematocysts the débris is chiefly of Siphonophores.
- ii) Another *E. puritani* taken off Cape Verde, with 3,000 m of cable, had chiefly nematocysts—small, 2,550; large, 9.
- iii) A larva of *E. puritani* from the same station as ii), but with only 2,000 m of cable, had a surprising number of Diatoms, but no Coelenterate remains.
- iv) An *E. atlanticus* Strunck from the Gulf of Gascony, taken with 5,000 m of cable, had *Coccolithus fragilis*—5 and "Cnidocystes de grande taille"—40.

This preference for Coelenterata at certain depths suggests that the *Eryoneicus* later stages may readily approach deep-sea Coelenterata which, however, would mostly be of much smaller size than *Stygiomedusa*. Another interesting feature is the complete absence of any Crustacea remains, even of Copepoda and Ostracoda.

The medusa from which this larva was taken was captured by R.V. 'Sarsia' on 18 October, 1959 at approximately 44° N., 3° 45' W. The *Eryoneicus* has the posterior half of the abdomen firmly flexed beneath the anterior half; its total length is approximately 35 mm (Reg. no. 1959. XII. 2. 1; Brit. Mus.).

REFERENCES

- BATE, C. SPENCE, 1888. Crustacea Macrura. 'Challenger' Rep. Zool., **24**: xc + 942 pp., 76 text-figs., 150 pls.
- BERNARD, F., 1953. Decapoda Eryonidae (*Eryoneicus* et *Willemoesia*). Dana Rep., **37**: 1-93, 36 text-figs.
- BOUVIER, E. L., 1917. Crustacés décapodes (Macroures marcheurs) provenant des campagnes des yachts Hironnelle et Princesse-Alice (1885-1915). Rés. camp. sci. Monaco, **50**: pp. 1-140, pl. 1-11.
- , 1940. Décapodes marcheurs. Faune de France, **37**: pp. 1-404, text-figs. 1-222, pls. 1-14.

- CALMAN, W. T., 1925. On Macrurous Decapod Crustacea collected in South African waters by the s.s. "Pickle" ... Rep. Fish. Biol. Survey Cape Town, **4** (3): 1-26, pls. 1-4.
- GURNEY, R., 1942. Larvae of Decapod Crustacea. Ray Soc. London, **129**: viii + 305 pp., 12 text-figs.
- SELBIE, C. M., 1914. The Decapoda Reptantia of the coasts of Ireland. I. Palinura, Astacura and Anomura (except Paguridea). Fisheries Ireland, Sci. Invest., **1914**, I: pp. 1-116, pl. 1-15.
- SUND, O., 1915. Eryoneicus — Polycheles. Nature, London, **95**: 372.

THE BRAIN OF THE AMPHIPOD *ORCHESTIA PLATENSIS* KRØYER

BY

NIELS MADSEN

Zoological Institute of the University, Lund, Sweden

1. INTRODUCTION

In 1933 Gräber made a comparison between the brains of some amphipods and isopods (*Gammarus*, *Asellus*, *Oniscus*, *Porcellio* and *Armadillidium*). His material thus included aquatic amphipods and isopods and terrestrial isopods. The comparison between aquatic and terrestrial forms revealed interesting differences and the aim of the present paper is to extend this comparison one step further by including the terrestrial amphipods.

2. MATERIAL AND METHODS

The brain centres in general and especially those of the antennulae and antennae were studied in the talitrid amphipod *Orchestia platensis* Krøyer from the shore of Öresund.

The fixatives were Bouin's and Carnoy's fluids and to secure better penetration the specimens were decapitated before fixation. The stains used were Delafield's haematoxylin with original lichtgrün, Heidenhain's haematoxylin and silver impregnation according to Bodian.

3. DESCRIPTION AND COMPARISON

The brain in the family Talitridae is constructed on the plan common to all Crustacea. In the amphipods the brain is bent upwards into a wholly vertical position. In the family Talitridae, in connection with the increase of prognathy in these animals (Dahl, 1956), this process of upward bending of the brain has gone further, so that the protocerebrum has been tilted over backwards.

Thus a transversal section of the head offers a frontal section of the brain and vice versa. Further the morphological frontal surface of the brain will become its phylogenetically ventral one and the phylogenetically dorsal brain surface will lie caudally.

The brain nerves are those common among the Crustacea, viz.: Nervus opticus, nervus antennarius primus, nervus antennarius secundus and nervus tegumentarius.

Comparing the brain of the talitrids with those of other crustaceans, one notices

immediately its much greater compactness, a fact depending obviously on the changed shape of the head capsule produced by the increasing prognathy.

Within the brain one separates:

A. Parts with glomeruli.

These are parts of the brain mainly consisting of small nerve cells with very large nuclei, extremely rich in chromatin (Hanström, 1928). The glomeruli cells always lie periferally in the brain and so the parts with glomeruli come to lie as areas on the surface of the brain, covering the underlying brain substance. The glomeruli cells are restricted to definite areas, coinciding in most amphipods though showing some specific variation in the details.

B. Parts with neuropilem.

The term neuropilem has been used in varying senses in the Arthropod literature. Here the term is used to design a dense mass of nervefibres, tightly matted together. They consist of the dendrites of motor neurones and great cells of association, rich in cytoplasm (Hanström, 1928).

C. Tractus and other fibre structures in the brain.

A. Parts with glomeruli.

The parts with glomeruli on the phylogenetically dorsal surface of the brain of *Orchestia* are most like those of *Gammarus*. In fig 1 B the glomeruli of *Orchestia* are shown, and here we easily identify: Cellulae anteriores superiores laterales; Cellulae anteriores superiores mediales; Cellulae superiores laterales posteriores; Cellulae inferiores posteriores.

Comparing fig. 1 B with Gräber, 1933, fig. 22, we find that *Orchestia* and *Gammarus* are nearly identical in this respect, but that *Orchestia* lacks the connection between on the one hand the cellulae anteriores superiores laterales and the cellulae anteriores superiores mediales and on the other the cellulae superiores laterales posteriores.

The parts with glomeruli on the phylogenetically ventral surface of the brain of *Orchestia* (Fig. 1 A) agree fairly well with those of *Gammarus*.

Thus we find in *Orchestia*: Cellulae anteriores inferiores laterales; Cellulae inferiores laterales; Cellulae inferiores anteriores mediales; Cellulae inferiores mediales.

In *Orchestia* the pars ascendens of *Gammarus* (cf. Gräber, 1933, fig. 21) is lacking and also the cellulae anteriores inferiores mediales, present in *Gammarus*.

There are cellulae lobi optici in *Orchestia*, but they are not in the same place as in *Gammarus*, viz. laterally from the cellulae anteriores inferiores laterales and connected with the latter, instead they have been rotated caudally, ventromedially. This is also probably due to the change in the shape of the head capsule.

As usual the cellulae anteriores superiores laterales and the cellulae anteriores inferiores laterales meet laterally. The cellulae inferiores posteriores can be found in *Orchestia* in their usual location.

B. Parts with neuropilem.

a. The optic centra. These centra, lamina ganglionaris, medulla externa and

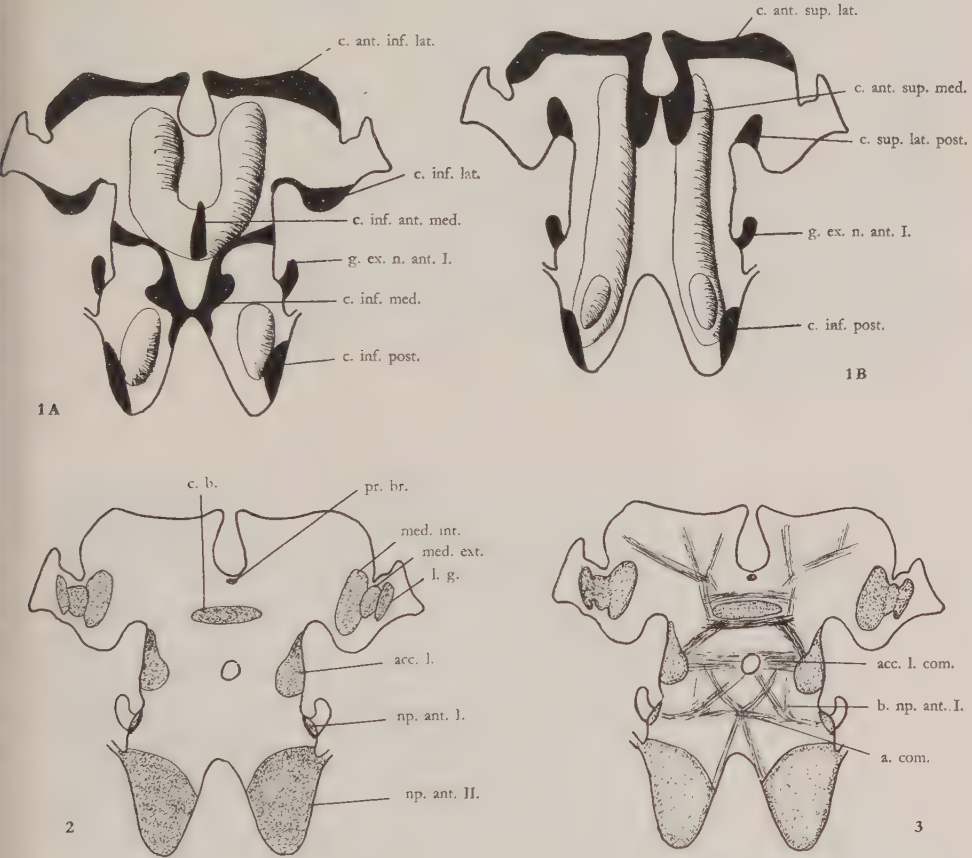


Fig. 1A. Reconstruction to surface view of the parts with glomeruli on the ventral surface of the brain.
 Fig. 1B. Reconstruction to surface view of the parts with glomeruli on the dorsal surface of the brain.
 Fig. 2. Reconstruction to surface view of the parts with neuropilem in the brain.
 Fig. 3. Reconstruction to surface view of the fibretracts in the brain. Note weakness of antennal commissure and absence of tractus olfactorio-globularis.

medulla interna (Fig. 2), are developed in the way typical of the Malacostraca, but owing to the narrow space in the head capsule they appear rather crowded.

b. The protocerebral bridge. The protocerebral bridge (Fig. 2 and 6) is very poorly developed. It is not divided. In this respect *Orchestia* resembles *Gammarus*, while terrestrial isopods (suborder Oniscoidea) have the protocerebral bridge divided.

c. The central body. The central body is well developed and undivided (Fig. 2, 4 and 6). In this respect the Talitridae resemble the suborder Oniscoidea (Cf. Gräber, 1933, fig. 16), while the central body of *Gammarus* is split into numerous small parts (Cf. Gräber, 1933, fig. 15).

d. The accessory lobes. The accessory lobes are fairly well developed, and so is the commissure between them (Fig. 2, 5 and 7).

e. The olfactory lobe. The olfactory lobe has disappeared altogether. Those small masses of glomeruli cells, which usually surround it may be seen and indicate its original position. These glomeruli cells are, however, dislocated so as to surround the exit of the nervus antennarius primus from the deutocerebrum (Fig. 1, 4, 5, 6 and 7).

f. The neuropilem antennarii primum. This mass of neuropilem is, as compared with other amphipods, poorly developed in *Orchestia* (Fig. 2 and 7. Cf. figures in Gräber, 1933).

g. The neuropilem antennarii secundum. This mass of neuropilem, as compared with that of the antennulae, is very well developed (Fig. 2 and 7).

C. Tractus and other fibre structures in the brain.

a. The antennal commissure. There is an antennal commissure between the neuropilemi antennarii primi, but it is very weak, like the neuropilemi (Fig. 3).

b. The accessory lobes commissure. As stated above, this commissure is well developed (Fig. 3, 4, 5 and 6). It gives off branches to the central body. It also sends a strong branch to the neuropilem antennarii primum (Fig. 3, 4 and 6).

c. The tractus olfactorio-globularis. This tractus is lacking in *Orchestia* and other amphipods as they have no corpora pedunculata. The tractus connecting the neuropilemi antennarii primum et secundum with that region of the protocerebrum where the globuli usually are situated is very weak and located more laterally in the brain, which much resembles the location of the tractus olfactorio-globularis in the Oniscoidea, while *Gammarus* has a very well-developed tractus connecting the brain regions concerned.

In connection with this organization of the brain and the brain centres the statocyst should also be considered. In the amphipods it is situated in the base of the antennulae (Thore, 1932; Závadský, 1915). In spite of careful examination of the parts concerned, I have not been able to find any statocyst in *Orchestia*.

4. RESULTS AND DISCUSSION

Comparing the external morphology of the two pairs of antennae of *Gammarus* and *Orchestia*, one will find significant differences. In *Orchestia* the antennulae

PLATE III

Fig. 4. Frontal section of the brain showing the lower part of the protocerebrum and the deutocerebrum.

Fig. 5. Frontal section of the brain, showing the lower part of the protocerebrum, the deutocerebrum and the tritocerebrum.

are poorly developed both absolutely and as compared with the antennae. As the antennulae in the terrestrial isopods (suborder Oniscoidea) have been reduced in much the same way this fact probably indicates a convergent evolution in the adaptation to a terrestrial mode of life. Gräber has shown that the centres in the brain for the antennulae, the olfactory lobes and, to a lesser extent, the neuropilem antennarii primum, become reduced with the reduction of the antennulae and their sense organs in the isopods.

Gräber compares the case of the terrestrial isopods with that of the aquatic isopods (suborder Asellota) and with that of the aquatic amphipods (fam. Gammaridae); of these the former take an intermediate position having the olfactory lobes poorly developed, and the latter, in contrast to the Oniscoidea have well developed olfactory lobes. The investigation of *Orchestia* has revealed that there is in the amphipods an evolution analogous with that in the isopods. Thus when an isopod or an amphipod adapts itself to a terrestrial mode of life its antennulae and its olfactory lobes become reduced (Fig. 2 and 7).

As the antennulae are the site of at any rate the bulk of the chemoreceptors (Leydig'sche Schläuche) this would mean, either that the olfactory sense does not function in the air and becomes reduced, or that there is a development of chemoreceptors on the comparatively large antennae.

If there is an increase of the sensory equipment of the antennae, this ought to result in a better development of the tritocerebrum in species with reduced antennulae as compared with species with normally developed antennulae.

Whatever may be the causes for the reduction of the antennulae and the possible substitution of the antennae as the site of chemoreceptors, the fact remains that the development of glomeruli cells as well as neuropilem in the tritocerebrum of *Orchestia* greatly exceeds the tritocerebrum in the Gammaridae (Fig. 2).

This fact may depend on a transfer of the chemoreceptors from the antennulae to the antennae. But against such a transfer of the chemoreceptors speaks the poor development of the above mentioned tractus connecting the neuropilem antennarii primum et secundum and the protocerebrum. If the Talitridae possess a well-developed olfactory sense (on the antennae) there will be little chance for the impulses from it to be correlated with the optic impulses, for this correlation takes place in the medulla terminalis in the protocerebrum, where the impulses from the chemoreceptors succeed via the tractus olfactorio-globular or the tractus mentioned.

The great development of the tritocerebral centres in *Orchestia* indicates an important sensory function of the antennae, but so far little is known about the nature of this function.

PLATE IV

Fig. 6. Frontal section of the lower part of the protocerebrum, the deutocerebrum and (part of) the tritocerebrum.

Fig. 7. Frontal section of the brain.

RÉSUMÉ

Le cerveau d'*Orchestia platensis* Krøyer a été comparé, d'une part à celui des Amphipodes aquatiques, et, d'autre part, à celui des Isopodes terrestres et aquatiques.

1. L'auteur a attiré l'attention sur la forme compacte du cerveau chez *Orchestia*, en rapport avec capsule céphalique comprimée de l'animal.
2. Les masses de glomérules dans le cerveau ressemblent beaucoup à celles de *Gammarus*.
3. Le pont protocérébral est faible comme chez *Gammarus*.
4. Le corps central n'est pas divisé, comme dans le sous-ordre des Oniscoidea.
5. *Orchestia* est entièrement dépourvu de lobe olfactif.
6. Comme chez tous les Amphipodes, le tractus olfactorio globularis manque chez *Orchestia*, qui est probablement en rapport avec l'absence de corpora pedunculata.

REFERENCES

- DAHL, E., 1956. On the differentiation of the topography of the Crustacean head. Acta Zool., 36.
 GRÄBER, K., 1933. Über die Gehirne der Amphipoden und Isopoden. Z. Morph. Ök. d. Tiere., 23.
 HANSTRÖM, B., 1928. Vergleichende Anatomie des Nervensystems der Wirbellosen Tiere etc. Berlin.
 THORE, S., 1932. Über Statocysten und Frontalorgane bei *Gammarus pulex* und *locusta*. Zool. Jahrb. (Anat.), 55.
 ZÁVADSKÝ, K., 1915. Die Frontalorgane der Amphipoden. Zool. Anz., 45.

ABBREVIATIONS USED IN THE FIGURES

- acc. l. = accessory lobe
 acc. l. com. = accessory lobes commissure, embraces the central body too, and this reconstruction to surface view looks confusing in this respect as the central body is situated deeper in the brain
 a. com. = antennal commissure
 b. np. ant. I = branch of acc. l. com. for neuropilem antennarii primum
 c. ant. inf. lat. = cellulae anteriores inferiores laterales
 c. ant. sup. lat. = cellulae anteriores superiores laterales
 c. ant. sup. med. = cellulae anteriores superiores mediales
 c. b. = central body
 c. inf. ant. med. = cellulae inferiores anteriores mediales
 c. inf. lat. = cellulae inferiores laterales
 c. inf. med. = cellulae inferiores mediales
 c. inf. post. = cellulae inferiores posteriores
 c. sup. lat. post. = cellulae superiores laterales posteriores
 g. ex. n. ant. I = glomeruli surrounding the exit of nervus antennarius primus from the deutocerebrum
 l. g. = lamina ganglionaris
 med. ext. = medulla externa
 med. int. = medulla interna
 np. ant. I = neuropilem antennarii primum
 np. ant. II = neuropilem antennarii secundum
 pr. br. = protocerebral bridge

ANCHISTROTOS OCCIDENTALIS C. B. WILSON, 1924 (CRUSTACEA,
COPEPODA), A PARASITE OF THE ORANGE FILEFISH

BY

ARTHUR G. HUMES and DAVID C. ROSENFELD
Department of Biology, Boston University, Boston, Massachusetts

The cyclopoid copepod *Anchistrotos occidentalis* C. B. Wilson, 1924, was originally described from six females taken in 1911 from the gills of the orange filefish, *Alutera schoepfi* (Walbaum), at Woods Hole, Massachusetts. The female was briefly described again by Wilson (1932), but with no important additions. Since in the original description (of the female only) the mouth parts were incompletely described and there were errors and omissions in the description of certain other parts, this copepod is restudied here on the basis of newly collected material, including one male.

For the specimens described in this paper we are indebted to Dr. Wilbur L. Bullock of the University of New Hampshire.

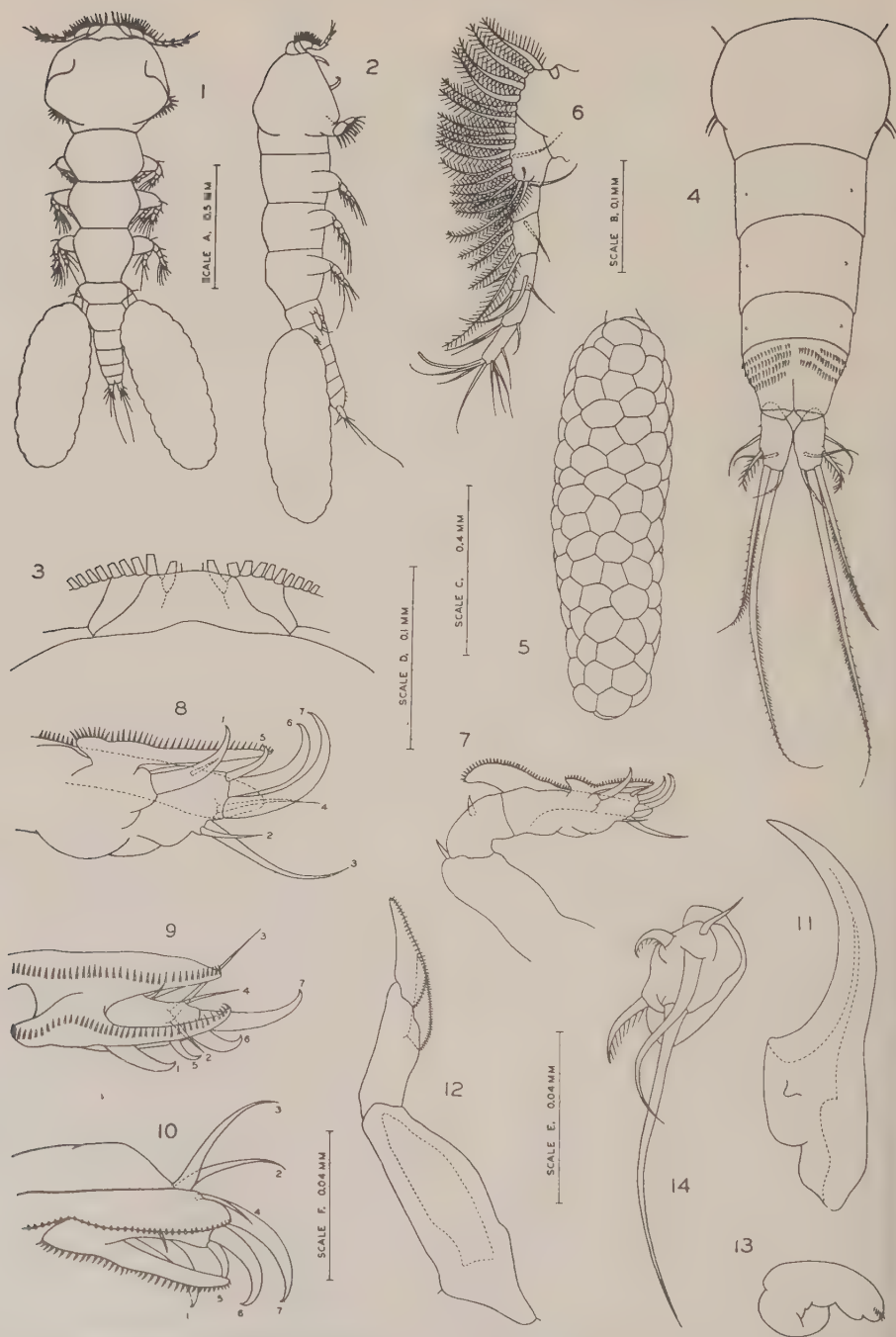
This study has been aided in part by a grant from the National Science Foundation.

***Anchistrotos occidentalis* C. B. Wilson, 1924**

Material studied. — 50 females and 1 male from the gills of *Alutera schoepfi* (Walbaum) (Monacanthidae) collected by W. L. Bullock on August 10, 1953, at Woods Hole, Massachusetts. Specimens have been deposited in the United States National Museum and in the authors' collection.

Comparative material from the U. S. National Museum included 1 syntype female, U.S.N.M. No. 54138, collected July 13, 1911, from the gills of *Alutera schoepfi* at Woods Hole, Mass., and 4 females, U.S.N.M. No. 56613, collected August 24, 1926, from the same host at the same locality.

Female. — Body taeniacanthiform (Figs. 1 and 2), length (measuring from the tip of the rostrum to the end of the caudal rami) 1.58 mm, width at cephalothorax 0.48 mm, based on 5 uncontracted specimens. Largest specimen observed 1.81 mm, and the smallest, strongly contracted, 0.87 mm. Rostrum (Fig. 3) short, its anterior edge broad and flattened and bearing 2 minute hairs. Abdomen (Fig. 4) 4-segmented, in ventral view the lengths of the segments being 66, 76, 46, and 89 μ , in dorsal view 82, 82, 49, and 47 μ , with the fourth segment thus appearing shorter dorsally than ventrally. Fourth segment armed with 3 or 4 rows of ventral spinules on each side. Caudal ramus (Fig. 4) elongate, $60 \times 30 \mu$, with 2 long apical setae (the inner 320 μ , the outer 160 μ), 3 smaller marginal setae, one dorsal seta, and a minute outer subbasal hair, perhaps formed as a glandular secretion.



Figs. 1-14, *Anchistrotos occidentalis* Wilson, ♀. 1, Dorsal (A); 2, lateral (A); 3, rostrum, dorsal (B); 4, genital segment, abdomen, and caudal rami, ventral (B); 5, egg sac (C); 6, first antenna (B); 7, second antenna (D); 8, tip of second antenna, anterior aspect (E) (for explanation of numbers see text); 9, same, ventral aspect (E); 10, same, posterior aspect (E); 11, maxillary hook (F); 12, mandible (F); 13, paragnath (F); 14, first maxilla (F).

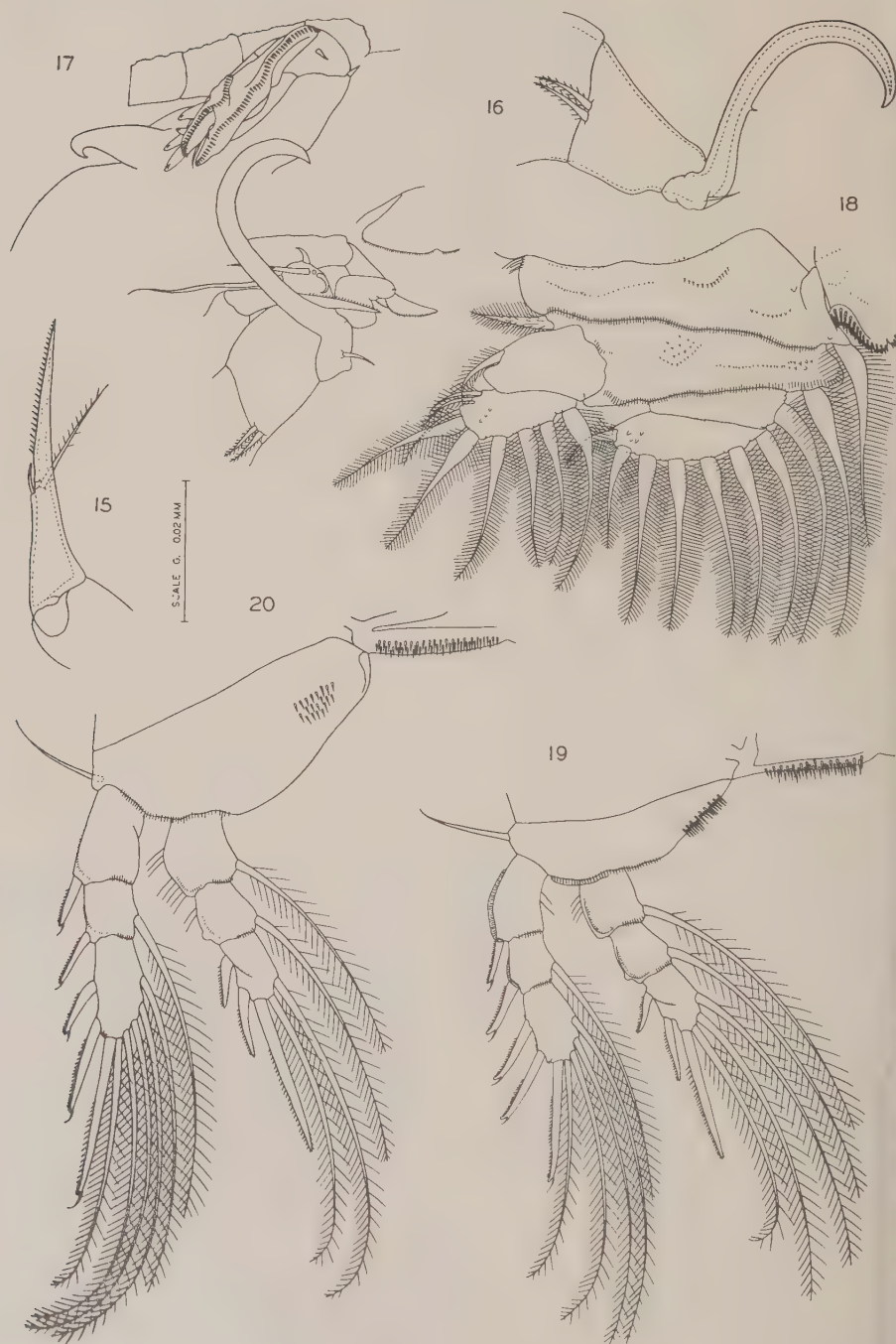
Egg sac (Figs. 1 and 5) averaging 0.56 mm (0.36-0.70 mm) in length in the 5 uncontracted specimens mentioned above, with 11 rows of about 15 eggs each, and usually extending beyond the tips of the caudal setae. In other specimens the egg sac as much as 1.05 mm in length.

First antenna (Fig. 6) with 7 podomeres, 85, 36, 26, 39, 36, 32, and 49 μ , measured along their posterior margins, with 5 plumose setae along the anterior margin of the first, 11 on the second, 4 on the third, and 3 on the fourth. Other setae naked and arranged as in the figure. An aesthete on the last podomere. Second antenna (Fig. 7) with 3 podomeres, the first podomere elongate with a stout spine at its outer distal corner, the second recurved, about half the length of the first, with a similar spine about halfway on its posteroventral surface. Third podomere (Figs. 8, 9, and 10) provided on its posteroventral surface with a long, anvil-shaped process, spatuliform proximally, with a row of spinules along its ventral edge, and having on its anteroventral surface a smaller similar process tapering distally. Armature consisting of 3 stout recurved terminal claws (nos. 5, 6, and 7 in the figures), 3 slender subterminal spines (nos. 2, 3, and 4), one recurved claw arising from an eminence on the anterior surface (no. 1), and a fine subterminal seta located between the 2 anvil-shaped processes (unnumbered).

Maxillary hook (Fig. 11) falciform, its greatest length 125 μ , directed ventro-laterally from near the base of the second antenna (see Fig. 17). Labrum (Fig. 17) with its posterior edge finely pectinate and notched in the center. Mandible (Fig. 12) with 2 podomeres, the last bearing 2 stout, pectinate spines, one apical and one subapical. Paragnath (Fig. 13) a plump digitiform lobe bent inwardly, arising behind the mandible and just medially to the first maxilla, with a few minute hairs distally. First maxilla (Fig. 14) a stout process bearing 5 setae as indicated in the figure. Second maxilla (Fig. 15) with 2 podomeres, the first elongate and bearing distally a long seta with lateral spinules and a small naked seta, the second in the form of an elongated spine bearing a row of spinules along its anterior edge. Joint between these podomeres poorly defined in many specimens. Maxilliped (Fig. 16) consisting of 2 distinct podomeres (and possibly an indistinct third basal one), the first podomere bearing 2 basal setae, the second in the form of a long curved terminal claw with a small inner subbasal seta and a minute spinule nearly halfway along its concave edge. Ventral region of the cephalothorax (Fig. 17) as in the figure, with the claw of the maxilliped directed forward in most mounted specimens but anteroventrally in preserved unmounted individuals.

Legs 1-4 with the spine and seta formula as follows:

	leg 1		leg 2		leg 3		leg 4	
	exp.	end.	exp.	end.	exp.	end.	exp.	end.
1st podomere	1 : 0	0 : 1	1 : 0	0 : 1	1 : 0	0 : 1	1 : 0	0 : 1
2nd podomere	9	7	1 : 1	0 : 1	1 : 1	0 : 1	1 : 1	0 : 1
3rd podomere			7	6	8	5	7	3



Figs. 15-20. *Anchistrotos occidentalis* Wilson, ♀. 15, Second maxilla (F); 16, maxilliped (D); 17, oral region, ventral (D); 18, first leg (D); 19, second leg (D); 20, third leg (D).

Leg 1 (Fig. 18) of the usual form for the genus, with an inner coxopodite seta and both inner and outer basipodite setae. Rami with 2 podomeres armed as in the figure. Leg 2 (Fig. 19) with the basipodite having an outer seta and an inner group of spinules, with the outer spines of the exopodite unilaterally pectinate and produced in a filiform recurved tip, with a minute knob bearing a few very small hairs between the bases of the last 2 outer spines on the third exopodite podomere, and with a small rounded hyaline expansion on the distal outer margin of the second endopodite podomere. Leg 3 (Fig. 20) similar to leg 2, with the last exopodite podomere having another seta and the last endopodite podomere one less seta, and with the minute knob on the last exopodite podomere as shown in Fig. 21. Leg 4 (Fig. 22) with a similar outer basipodite seta and inner group of spinules. Exopodite with the 3 outer spines similar to those of legs 2 and 3. Third podomere elongate, $87 \times 19 \mu$, with 3 subterminal and 3 inner marginal setae, and with the end of the podomere prolonged and rounded, bearing a small terminal lobe with 2 or 3 minute spinules (Fig. 23). Endopodite with the third podomere short, $34 \times 23 \mu$, with an outer marginal spine 36μ long and 2 terminal spines, the outer 80μ and the inner 202μ . Abnormal specimens occasionally seen with the outer marginal spine on the third podomere of the exopodite replaced by a seta as in Fig. 24.

Leg 5 (Fig. 25) with 2 podomeres, the basal one about $46 \times 38 \mu$, and bearing an outer seta and a distal row of spinules. Distal podomere elongate, $104 \times 44 \mu$, with the usual 3 spines (the longest 39μ) and single seta, and with marginal spines along its distal inner margin extending over the surface in 3 somewhat indistinct rows. Leg 6 (Fig. 26) represented only by 2 setae 30μ in length located near the oviducal openings.

Color in life unknown.

Male. — Body form similar to that of the female, except somewhat more slender, length (measuring from the tip of the rostrum to the end of the caudal rami) 1.16 mm. Abdomen 4-segmented and armed as in the female, with 3 rows of ventral spinules on each side of the terminal segment. Caudal ramus armed as in the female, the 2 longest apical setae measuring 340μ and 170μ .

First antenna with 2 aesthetes, one terminal as in the female, the other replacing one of the 2 distal setae on the anterior edge of the penultimate podomere; other armature as in the female. Second antenna as in the female. Maxillary hook as in the female, its greatest length 74μ . Labrum, mandible, paragnath, first maxilla, and second maxilla as in the female. Maxilliped (Fig. 27) consisting of 2 podomeres, the first broadly oval and bearing 2 setae about halfway on its inner edge. Along its medial surface a long row of dentiform spines originating somewhat ventromedially, curving dorsally near the base of the podomere to return as a somewhat scattered row along the dorsomedial surface. A row of slender spinules along the dorsomedial surface in the distal half of the podomere. Second podomere in the form of a long terminal claw, recurved toward its tip, and directed postero-



Fig. 21-26. *Anchistrotus occidentalis* Wilson, ♀. Figs. 27-30, same, ♂. 21, tip of exopodite of third leg (G); 22, fourth leg (D); 23, tip of exopodite of fourth leg (G); 24, outer edge of exopodite of fourth leg (D); 25, fifth leg (F); 26, sixth leg (F); 27, maxilliped (F); 28, outer edge of first two podomeres of endopodite of second leg (F); 29, last exopodite podomere of fourth leg (F); 30, fifth leg (F).

laterally alongside the medial surface of the first podomere in the mounted specimen. This podomere armed with a small ventral subbasal seta, a row of dentiform spines along its concave edge, and a row of very short hairs (not shown in the figure) along its dorsoconcave surface.

Legs 1-4 with the same spine and setal formula as in the female. Legs 1-3 similar to the female, with legs 2 and 3 having the knob-like expansion on the distal outer margin of the second endopodite podomere much more pronounced than in the female and another such expansion on the first podomere (Fig. 28). Leg 4 similar to the female except for the third podomere of the exopodite, which is similar in form to that of legs 2 and 3, $41 \times 25 \mu$, and bears 3 inner setae and 4 outer spines, with a minute projection located below the bases of the last 2 spines. Legs 3 and 4 lacking the group of spines on the inner surface of the basipodite. Spines on the intercoxal area of leg 2 relatively slender, those of legs 3 and 4 stouter.

Leg 5 (Fig. 30) similar to the female, except much more elongate, the distal podomere measuring $85 \times 24 \mu$, the terminal spines longer than in the female, the longest measuring 70μ . Small marginal spines along the medial border of the second podomere as in the female but less widespread laterally.

Leg 6 lacking.

Color in life unknown.

(These observations based upon a single undissected male cleared in lactic acid).

Remarks. — The descriptions of the several species of *Anchistrotos* are based largely upon females, males being known in only a few cases. The females of *A. occidentalis* Wilson, 1924, may be distinguished from females of the other eight species on the basis of details in the appendages. *A. balistae* (Claus, 1864) Wilson, 1911, from the gills of *Balistes* (locality?), has the exopodite of leg 4 without swimming setae and with a hook-shaped prolongation of the last podomere. *A. ostracionis* (Richiardi, 1870) Wilson, 1911, from the inner margin of the branchial opening of *Ostracion cornutus* in Mozambique, has a transverse chitinous crest on the cephalothorax, and the maxillary hook appears to be nearly as long as the claw of the maxilliped (see Richiardi's plate II B, fig. 2). *A. gobii* Brian, 1906, from the walls of the mouth of *Gobius capito* Cuv. and Val. at Naples, Italy, has the maxilliped with two elongated, posteriorly directed filaments instead of a claw. *A. pleuronichthydis* Yamaguti, 1939, from the body surface of *Pleuronichthys cornutus* (Temm. and Schleg.) and *Verasper variegatus* (Temm. and Schleg.) at Tarumi, Japan, has a pair of maxillary hooks on each side, the maxilliped with a short, blunt process instead of a claw, and one of the setae on the first maxilla very stout. *A. callionymi* Yamaguti, 1939, from the gills of *Callionymus altivelis* Temm. and Schleg. at Maisaka and Kōti, Japan, has the maxilliped with a bluntly pointed, inwardly curving terminal process instead of a claw, and has 2 setae and 2 spines on the last podomere of the endopodite of leg 4. *A. onosi* (T. Scott, 1902) Stock, 1953 (see also T. Scott and A. Scott, 1913), from the inside

of the gill covers of *Onos mustelus* (L.) and *Onos cimbrius* (L.) in Scotland (Scott: Firth of Forth, off Kinnaird Head, Moray Firth, and on Bressay Shoal east of Shetland; Stock: Firth of Clyde), has the maxilliped with a simply curved, moderately long claw armed with two setae, a spiniform process on the edge of the second podomere of the endopodite of leg 4, and the edges of the distal podomere of leg 5 without spinules. *A. laqueus* Leigh-Sharpe, 1935, from the gills of *Serranus cabrilla* at Plymouth, England, has a maxilliped in some respects resembling that of *onosi*, with a slightly sigmoid claw of moderate length and two long setae. *A. zeugopteri* (T. Scott, 1902) Leigh-Sharpe, 1939, from the back of *Zeugopterus punctatus* (Bloch) in the Clyde estuary, Scotland (Scott) and from the upper surface, especially the dorsal and ventral fins, of the same host at Roscoff, France (Leigh-Sharpe), has the maxilliped again in some respects like that of *onosi*.

Males of *Anchistrotos* are known in only four species (*balistae*, *onosi*, *zeugopteri*, and *occidentalis*), plus the doubtful male of *gobii* (see Wilson, 1911, p. 392). The male of *A. balistae* may be distinguished from the male of *A. occidentalis* by the modified exopodite of leg 4. The males of *A. onosi* and *A. zeugopteri* have been described so incompletely that a reliable comparison with *A. occidentalis* can not be made.

The fish hosts of the nine species of *Anchistrotos* are widely scattered phylogenetically. They comprise nine genera and ten species, belonging to four orders as follows: Tetraodontiformes (*Balistes*, *Ostracion cornutus*, *Alutera schoepfi*), Perciformes (*Gobius capito*, *Callionymus altivelis*, *Serranus cabrilla*), Pleuronectiformes (*Verasper variegatus*, *Pleuronichthys cornutus*), and Gadiformes (*Onos mustelus*, *O. cimbrius*).

NOTE CONCERNING THE FIGURES

All figures were drawn with the aid of camera lucida. The letter after each figure refers to scale at which it was drawn.

ZUSAMMENFASSUNG

Das adulte Weibchen des cyclopoiden Copepoden *Anchistrotos occidentalis* Wilson, welches an den Kiemen des in Woods Hole, Massachusetts, vorkommenden *Alutera schoepfi* lebt, wird wieder beschrieben. Das bisher unbekannte Männchen wird beschrieben. Die Unterscheidung dieser Art von anderen Arten der Gattung wird diskutiert.

REFERENCES

- BRIAN, A., 1906. Copepodi parassiti dei pesci d'Italia: 1-187 (Genova).
 CLAUS, C., 1864. Beiträge zur Kenntnis der Schmarotzerkrebse. Ztschr. Wissensch. Zool., 365-383.
 LEIGH-SHARPE, W. H., 1935. *Anchistrotos laqueus* n. sp. a parasitic copepod of *Serranus cabrilla*. Parasitol., 27: 266-275.
 —, 1939. *Anchistrotos zeugopteri* (T. Scott) a parasitic copepod of *Zeugopterus punctatus*. Parasitol., 31: 166-170.
 RICHIARDI, S., 1870. Intorno ad una nuova specie del genere Bomolochus (B. ostracionis). Arch. Zool. Anat. Fisiol., (2), 2: 47-59.

- SCOTT, T., 1902. Notes on some parasites of fishes. 20th Ann. Rept. Fish. Bd. Scotland for 1901 (III): 288-303.
- SCOTT, T. and A. SCOTT, 1913. The British parasitic Copepoda, vols. 1 and 2 (Ray Soc., London).
- STOCK, J. H., 1953. *Bomolochus soleae* Claus, 1864 and *B. confusus* n. sp.: two hitherto confused parasitic copepods, with remarks on some other *Bomolochus* species. *Beaufortia*, **2** (24): 1-13.
- WILSON, C. B., 1911. North American parasitic copepods belonging to the family Ergasilidae. *Proc. U. S. Nat. Mus.*, **39**: 263-400.
- , 1924. New North American parasitic copepods, new hosts, and notes on copepod nomenclature. *Proc. U. S. Nat. Mus.*, **64**: 1-22.
- , 1932. The copepods of the Woods Hole region Massachusetts. *U. S. Nat. Mus. Bull.*, **158**: 1-635.
- YAMAGUTI, S., 1939. Parasitic copepods from fishes of Japan. Part 4. Cyclopoida, II. Vol. Jub. Sadao Yoshida, **2**: 391-415.

COROPHIUM VOLUTATOR FORMA ORIENTALIS SCHELLENBERG, 1928
RAISED TO SPECIFIC RANK

BY

JAN H. STOCK

Zoölogisch Museum, Amsterdam, the Netherlands

In the slightly brackish waters of the Nozha Hydrodrome in Lake Mariut near Alexandria (Egypt), Prof. Dr. H. J. Elster (of Falkau, Germany) collected a considerable number of amphipods belonging to the genus *Corophium*. They were taken in a depth of $2\frac{1}{2}$ meters. The chlorinity in that locality varies between 1.1 and 2.25 ‰. For more particulars concerning the Hydrodrome, the reader may consult F.A.O. Report nr. 911 (1958).

As far as could be made out, the material belonged to *Corophium volutator* forma *orientalis*, described, but not figured, by Schellenberg (1928) from a brackish lagoon of Timsah Lake in the Suez Canal region. Dr. Isabella Gordon of London, was so kind as to examine Schellenberg's type specimens in the British Museum (Natural History) at my request, and to make sketches of the salient characters. I wish to acknowledge her assistance, by which it was made sure that Prof. Elster's material belonged to the same species as Schellenberg's specimens.

In the light of the work of Crawford (1937) and others, demonstrating the specific value of characters of a very refined nature, it seems justifiable to raise the forma *orientalis* to full specific rank. Another reason for the introduction of a new rank for the forma *orientalis* is that it shows more resemblance to *arenarium*, or perhaps to *C. multisetosum*, than to the species to which it was originally assigned, *C. volutator*.

***Corophium orientalis* nov. comb.**

C. volutator f. *orientalis* Schellenberg, 1928, p. 673; Crawford, 1937, p. 596.

The species is closely related to *C. volutator* (Pallas), *C. arenarium* Crawford and *C. multisetosum* Stock, but differs from these three in the much stronger development of the "gland-cone" on the 2nd segment of the 2nd antenna. The cone (fig. 1b) has the shape of a big, curved tooth, which is as long as the diameter of the segment that bears it. In the 3 other species the cone is shorter and not so curved.

Another distinguishing character of *orientalis* is the ventral margin of segment 2 of the 1st antenna of the male, which bears a strongly developed carina (fig. 1c). Only *multisetosum* has a comparable A 1 ♂, although the carina is much less

developed. A similar carina is present on segment 1 of A 1 ♂ in *orientalis*, *volutator*, and *multisetosum*, but is absent in *arenarium*. The flagellum of the A 1 ♂ consists in *orientalis* of 15 to 17 segments.

The A 1 ♀ (fig. 1 d) has usually II + I spines on the ventral margin; some

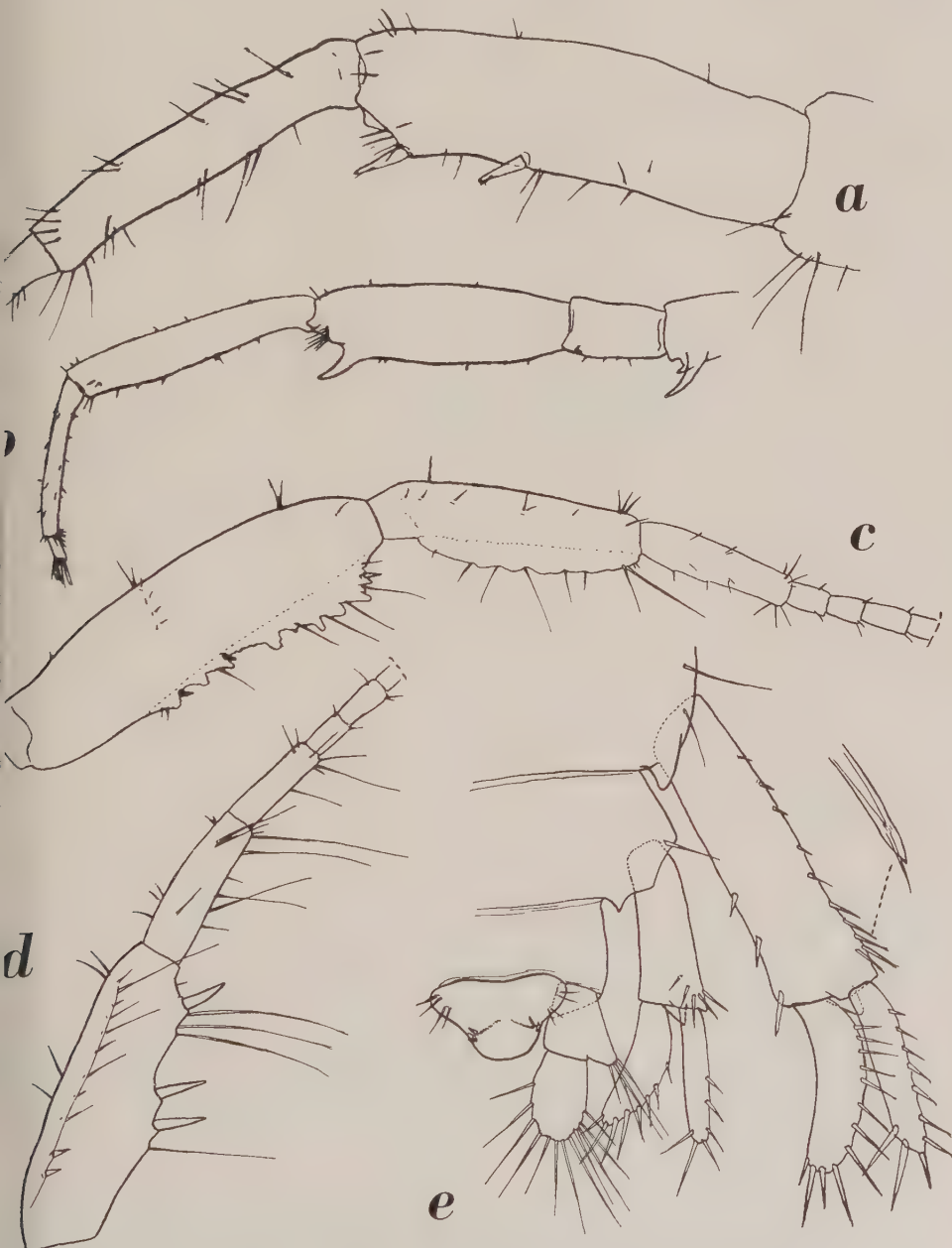


fig. 1. *Corophium orientalis* nov. comb. a, second antenna of ♀; b, second antenna of ♂; c, first antenna of ♂; d, first antenna of ♀; e, urosome, telson and uropods of ♀.

specimens have I + I spines. Between the ultimate and penultimate spine there are 3 to 5 long setae. So, the antennal spine formula is: (I-II) + (3-5) + I. The typical formula for *volutator* is I + 3 + I, for *arenarium* II + 3 + I, and for *multisetosum* II + 14 + I, but deviations from the typical pattern not frequently occur. The flagellum of A 1 ♀ consists in *orientalis* of about 12 segments.

The A 2 ♀ (fig. 1 a) bears 2 spines on the ventral margin of the penultimate peduncular segment, just as in *arenarium*, but lacks a spine on the last peduncular segment, where it is usually present in *arenarium*. *C. volutator* and *multisetosum* each have a big tooth on the penultimate peduncular segment.

The first to fourth legs (= gnathopods 1 and 2 and peracopods 3 and 4) are very similar to those of *C. volutator*. The first coxal plate (fig. 2a), however,

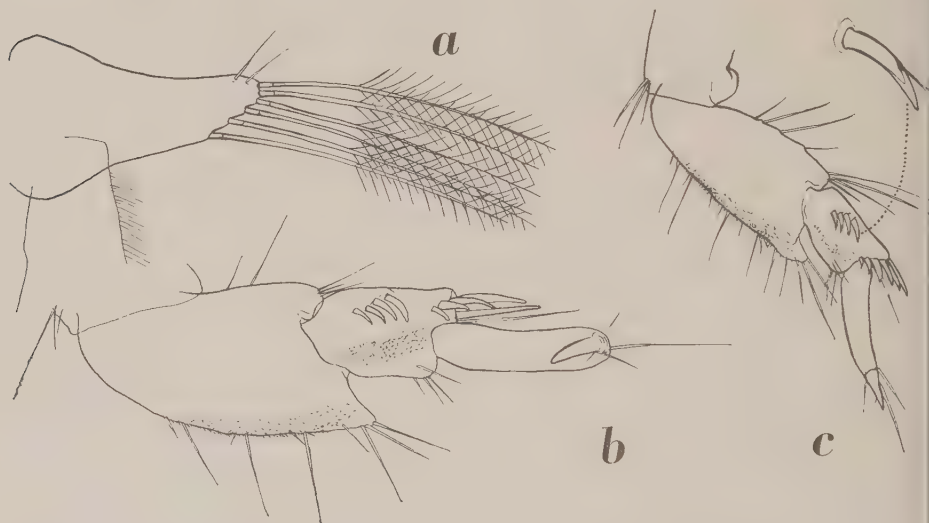


Fig. 2. *Corophium orientalis* nov. comb. a, coxal plate of leg 1 (= gnathopod 1); b, distal segments of leg 5; c, same of leg 6.

less produced and more rounded at the extremity than in *volutator*. It bears 6 very long, plumose setae at the tip, and 2 short simple setae.

The 5th leg (fig. 2b) differs from the corresponding appendage of *volutator* in some minor points: the expansion of the merus is less developed; the merus bears only simple, as distinct from ciliated, setae, which are also less numerous than in *volutator*; the curved hooks on the distal end of the carpus are longer, the longest being more than half as long as the propodus; there is only one seta, distinct from 3 or 4, in addition to the curved hooks on the distal margin of the carpus.

The 6th legs (fig. 2c) of the two species show analogous differences to those of the 5th legs. In the points mentioned, the 5th and 6th legs of *C. orientalis* approach the corresponding appendage of *C. multisetosum*. However, the merus

multisetosum bears a zone of long cilia (which are as long as the shorter setae on the outer margin of the segment), whilst *orientalis* has only a short ciliation.

The 7th leg of *orientalis* is very similar to that of *volutator*.

The uropods (fig. 1e) resemble those of *multisetosum* in the presence of a triangular median projection at the distal end of the peduncle of uropod 2, and in the presence of a large lateral expansion of the basal segment of uropod 3. The peduncle of uropod 1 bears on its lateral margin spines each tipped with a hair, as shown in the enlarged sketch. Similar spines are present on the lateral margins of the rami of the uropods 1 and 2. There are no setae on the uropodal peduncles (*arenarium* possesses setae in the basal part of the peduncle of uropod 1). The peduncle of uropod 2 is much more than twice as long as wide, whereas in the three other species it is less than twice as long as wide.

Some words must be devoted to an Amphipod found abundantly in Rumanian waters and described recently by Căraușu, Dobreanu & Manolache (1955), under the name of *Corophium volutator* forma *orientalis*. Judging from their really excellent figures, this animal certainly belongs to the complex of species which includes *volutator*, *multisetosum*, *orientalis* and *arenarium*.

It agrees with *arenarium* and *orientalis* (and consequently differs from the other

	<i>arenarium</i>	<i>orientalis</i>	Rumanian form
peduncle	segm. 1: very concave,	segm. 1: straight,	segm. 1: straight,
11 ♂	hardly serrated ventrally.	keeled, and serrated ventrally.	somewhat keeled, and serrated ventrally.
	segm. 2: normal.	segm. 2: keeled.	segm. 2: normal.
lagellum	10-13 segments	15-17 segments	9-13 segments
11 ♂			
peduncle	segm. 2: gland cone	segm. 2: gland cone	segm. 2: gland cone
12 ♂	short, straight, with a small auxiliary tooth.	long, curved, with an auxiliary tooth.	long, curved, without auxiliary tooth.
	segm. 3: without projections.	segm. 3: without projections.	Segm. 3: with a marked conical projection.
peduncle	outer margin proximally with setae, distally with spines.	outer margin with spines only.	outer margin proximally with setae, distally with spines.
uropod 1			
peduncle	less than twice as long as wide; distally with a very feebly developed triangular process.	much more than twice as long as wide, distally with a well-made triangular process.	less than twice as long as wide; distally with a well-marked triangular process.
uropod 2			
uropod 3	basal segment without lateral expansion; distal segment circular to oval.	basal segment with a strong lateral expansion; distal segment oval.	basal segment with a moderately developed lateral expansion; distal segment elongately oval.
5, p6	merus with feathered setae; intero-distal corner of carpus with 3 setae.	merus with simple setae; intero-distal corner of carpus with 1 seta.	merus with simple setae. Intero-distal corner of carpus with 1 seta.

two species) in the pronounced sexual dimorphism in the A 2, but the Rumanian form cannot be assigned with certainty to any of these species.

The points of agreement and disagreement between *arenarium*, *orientalis* and the Rumanian form are best shown in the table on p. 191.

The morphological data available point clearly in the direction of the existence of a highly complex group of closely related species, whose mutual relationships are not yet clear to us. Similar groups of species are known for instance in Amphipod genera *Gammarus* and *Niphargus*, and in the Isopod genus *Jaera*. In the case of *Gammarus* and *Jaera*, experiments have shown that the various forms, though morphologically extremely similar to one another, are intersterile, and they behave like "good species".

RÉSUMÉ

Corophium volutator forma *orientalis* Schellenberg, 1928, est redécrit des eaux saumâtres (conductivité 1,55-2,25 ‰) du lac Mariut (Égypte). La comparaison de cette forme avec les espèces les plus proches, *C. volutator*, *C. arenarium* et *C. multisetosum*, montre qu'elle mérite un statut spécifique entier.

REFERENCES

- CĂRĂUȘU, S., E. DOBREANU & C. MANOLACHE, 1955. Crustacea, Amphipoda, forme salmastre de apă dulce, in: Fauna Rep. Pop. Române, 4 (4): 1-411.
- CRAWFORD, G. I., 1937. A review of the Amphipod genus *Corophium*, with notes on the British species. J. Mar. Biol. Ass. U.K., (n.s.) 21: 589-630.
- SCELLENBERG, A., 1929. Zoological results of the Cambridge Expedition to the Suez Canal. XXXV. Report on the Amphipoda. Trans. Zool. Soc. London, 22: 633-692.
- STOCK, J. H., 1952. Some notes on the taxonomy, the distribution and ecology of four species of the Amphipod genus *Corophium*. Beaufortia, 2 (21): 1-10.

CHROMATOPHORE BEHAVIOR IN THE ISOPOD *LIGIA OCCIDENTALIS* DANA, 1853

BY

KENNETH B. ARMITAGE

Department of Zoology University of Kansas, Lawrence

INTRODUCTION

The alteration of body color in *Ligia* was observed by Tait (1910). He demonstrated that the melanophores of *Ligia oceanica* contained dispersed pigment when the animals were on a dark background. Similar responses for this species have been observed by Smith (1938); for *Ligia exotica* by Enami (1941a), Nagano (1949), and Fingerman (1956) and for *Ligia baudiniana* by Kleinholz (1937). Diurnal rhythms of pigment dispersed by day and pigment concentrated at night were described by Enami (1941a), Fingerman (1956), and Kleinholz (1937). These studies were primarily concerned with determining the physiological mechanisms of control of melanin dispersion or concentration. Little consideration has been given to the adaptive significance of the melanophore responses. The present study was undertaken to examine the pigment responses in the chromatophores of *Ligia occidentalis* Dana, 1853 under varied conditions of light and dark and to correlate the responses with the habits of the animals in their natural environment.

This study developed from a class project in ecological physiology taught by Professor A. C. Giese at Hopkins Marine Station of Stanford University. I wish to express my appreciation to Dr. L. R. Blinks, Director of Hopkins Marine Station, for making space and facilities available for this study. This investigation was conducted while the author was studying marine biology by means of a National Science Foundation science faculty fellowship.

MATERIALS AND METHODS

Ligia occidentalis was collected along the rocky shore in the vicinity of Pacific Grove, California, and at Yankee Point, 10 miles south of Pacific Grove. The stock supply of isopods was kept in battery jars. Each jar was supplied with a small dish of water into which the animals could dip their uropods. Algae were supplied for food. All experiments were carried out at 18-21°C.

The room in which the animals were kept and in which the experiments were conducted was completely darkened. As an added precaution, those experiments in which the animals were kept in complete darkness were carried out in a dark

box built for that purpose. However, the stock animals were not so treated and were subjected to light whenever the light in the room was turned on.

Background responses were carried out in plastic dishes which were painted yellow, black, red, white, and green. Illumination, unless otherwise indicated, was provided by a fluorescent lamp so placed that the animals received 150 ft. candles of light.

Chromatophores were staged according to the method of Hogben and Slovic (1931). Stage 1 represents maximum concentration of the pigment, stage 5 represents maximum dispersion of the pigment, and stages 2, 3, and 4 represent intermediate conditions. Chromatophores on the dorsal surface along the medial side of the left uropod were staged with the aid of a stereoscopic dissecting microscope and reflected light.

EXPERIMENTS AND RESULTS

Diurnal Rhythm of Chromatophore Behavior

Since diurnal rhythms of melanophore activity had been described for *L. bairdiana* by Kleinholz (1937), and for *L. exotica* by Enami (1941a) and Fingerman (1956), *L. occidentalis* was examined to determine the nature of the rhythm in this species. Six animals collected during the morning were staged and placed in complete darkness at 2 : 00 P.M. Both xanthophores and melanophores were staged at intervals for four days (Fig. 1). A typical rhythm of pigment dispersion by day and pigment concentration by night was evident in both types of chromatophores. Maximum concentration occurred by 10 : 00 P.M. and maximum dispersion occurred by 8 : 00 A.M. and was maintained through the early afternoon. This experiment was repeated four times using different animals with the same results. Ruck (reported by Bullock, 1955) found the diurnal rhythm of *L. occidentalis* to be temperature independent over a wide range of temperature.

Two of the above experiments were continued for nearly two weeks by which time most of the animals were dead. In both there was an indication that the diurnal rhythm of pigment dispersion and concentration was suppressed. In order to test this further, a fresh stock of animals was gathered and the entire stock placed in the dark box. Twelve were selected at random and placed in a separate dish in the dark box. The chromatophores of these twelve were staged twice daily between 8 : 00 A.M. and 12 : 00 A.M. and between 10 : 00 P.M. and 12 : 00 P.M. These periods for staging were chosen because the previous experiments indicated that maximum conditions of expansion and contraction of pigment occurred during these intervals. Whenever an animal died, or showed signs of molting, it was replaced by an animal from the stock jar. Thus the chromatophore stage at any time was based on the average of twelve individuals, although more than twelve individuals were used in the course of the experiment. The results of these observations are presented in Fig. 2. After about one week the amplitude of the rhythm of pigment dispersion and concentration decreased; after two days the rhythm was suppressed and changes in the pigment condition of

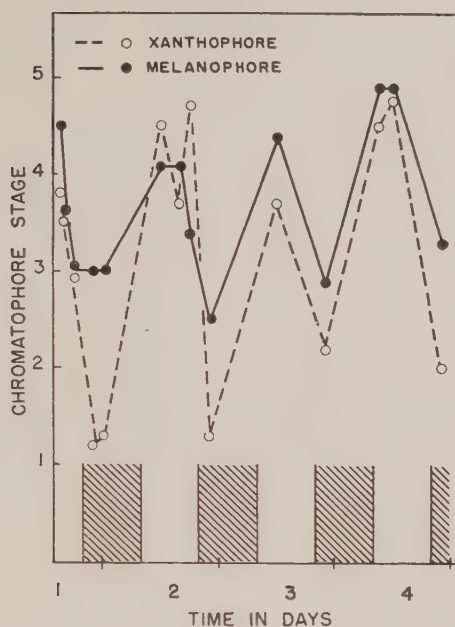


Fig. 1. Diurnal rhythm of pigment dispersion and concentration in the chromatophores of *Ligia occidentalis*. The shaded bars indicate the hours 8 P.M. to 8 A.M.

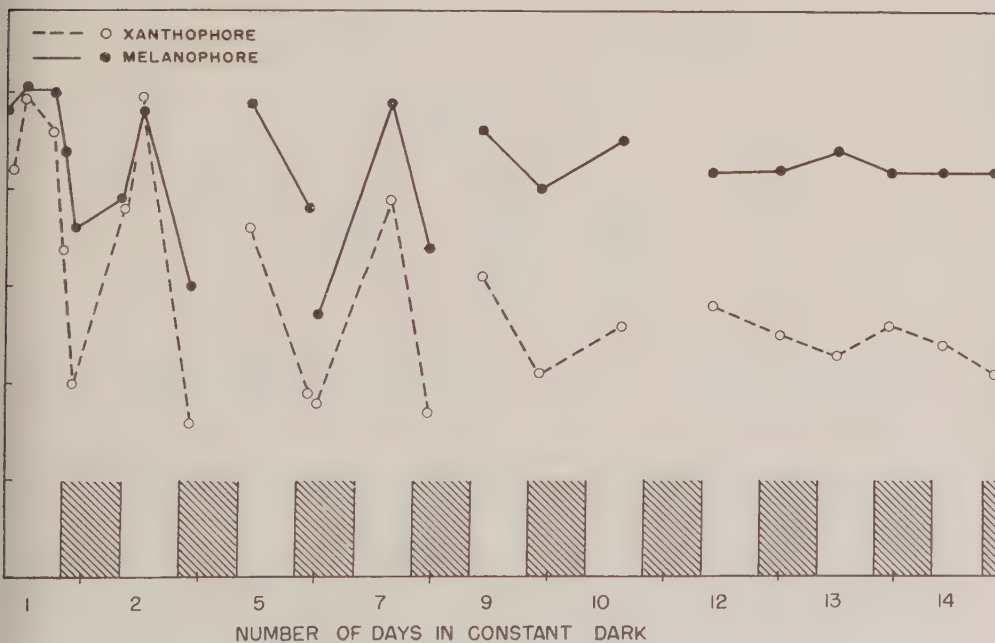


Fig. 2. Diurnal rhythm of pigment dispersion and concentration in the chromatophores of *Ligia occidentalis* kept in constant dark. The shaded bars indicate the hours 8 P.M. to 8 A.M.

chromatophores were no longer associated with environmental day-night changes.

Morphological color changes also occurred. After five days dark pigment began to form in the center of many of the xanthophores. This was particularly evident in the middle portion of the uropod where xanthophores were concentrated and melanophores were few or absent. In subsequent days the pigment became darker and spread over the xanthophore. At the end of the two weeks the xanthophores were almost completely obscured by the development of melanin over them. The changes were accompanied by changes in the melanophores. The number of processes greatly increased and tended to intermingle. This intermingling produced a network of black pigment which had the effect of greatly darkening the animal.

Responses to Constant Illumination

Animals collected in the morning were staged and placed on yellow and black backgrounds at 2 : 00 P.M. Six animals were placed on each background. The

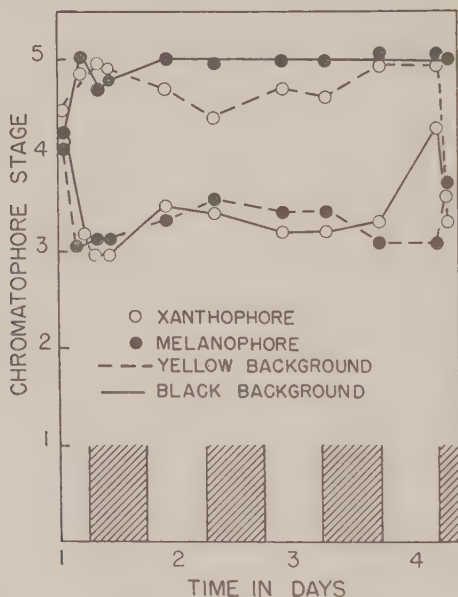


Fig. 3. Pigment concentration and dispersion in the chromatophores of *Ligia occidentalis* on yellow and black backgrounds under constant illumination of 150 ft. c. The shaded bars indicate the hours from 8 P.M. to 8 A.M.

chromatophores were staged at intervals for four days. During this period the rhythm of pigment dispersion and concentration was suppressed (Fig. 3). The animals were dark on the black background and light on the yellow background. Enami (1941a) reported similar results for *L. exotica* which were illuminated for 1½ days on white and black backgrounds. Fingerman (1956) illuminated *L. exotica* at 40 ft. c. light intensity on black and white backgrounds. A third group was kept in the dark. All three groups showed a rhythm for one day, although the

amplitude of change in dispersion and concentration of pigment was much less in the illuminated animals. Kleinholz (1937) reported an absence of a rhythm at night in *L. baudiniana* upon an illuminated black background. The different results obtained by Fingerman and the others may be a result of the intensity of illumination as the light intensity used in this study was more than three times greater than that used by Fingerman. Since Enami and Kleinholz did not report the intensity of illumination, further analysis of the differences reported under constant illumination is not possible.

Background Responses of *L. occidentalis*

The preceding experiment demonstrated that the xanthophores and melanophores of *L. occidentalis* responded differently to background. These responses were further tested by placing six animals in each of five plastic dishes painted green, black, red, white, and yellow. The chromatophores were staged after 24

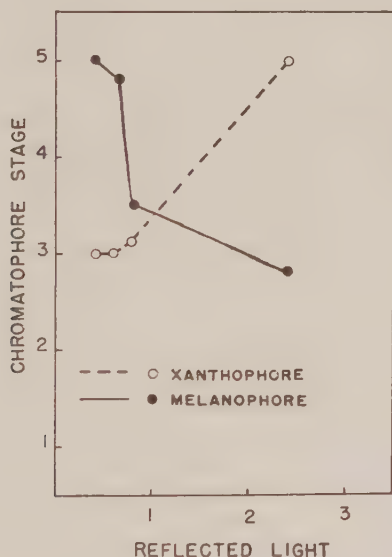


Fig. 4. The degree of pigment dispersion in the chromatophores of *Ligia occidentalis* after 24 hours on yellow, white, red, green and black backgrounds. The color of the background is reported as reflected light. Reflected light is recorded as units on the Weston MII exposure meter.

hours. The reflected light was determined with a Weston MII exposure meter. Since the white and yellow dishes gave the same light values, the animals in these two dishes were treated together. The chromatophores were staged and these values plotted against reflected light (Fig. 4). Since the incident light was constant, the chromatophore condition can be considered a result of the amount of reflected light from the background. Nagano (1948) found a similar reaction in the melanophores of *L. exotica* on colored backgrounds. However, on light backgrounds the pigment concentration was much greater than that reported here.

Nagano illuminated his animals with a 60 watt lamp placed 50 centimeter distant from the animals. A rough approximation indicates that about 25 ft. c of light were reaching the animals. The increase in pigment concentration is consistent with the results obtained for *L. occidentalis* under different intensities of light reported below. Smith (1938) also reported that the pigment was more concentrated in the melanophores of *L. oceanica* on both black and white backgrounds under a dim light than under a bright light.

Animals were kept on yellow and black backgrounds under constant illumination for one week. After four days, the melanophores of the animals in the black dishes began spreading over the xanthophores. This development of intermingling processes continued throughout the remainder of the experiment. The xanthophores of the animals in the light background became much paler and tended to develop processes which were spreading over the melanophores. However, the amount of morphological change was much less in the animals on the light background at the end of the week. Fingerman and Lowe (1957) reported that the red chromatophores of *Cambarellus shufeldti* underwent morphological change on a black background similar to that described above for the melanophores of *L. occidentalis*.

All of the experiments so far described indicate that *L. occidentalis* acclimates by both physiological and morphological color changes to background. The following experiments were designed to test the time factor in acclimation to background by physiological color change.

Two sets of six animals each were acclimated for 1½ hours, one set to a black background and the other set to a yellow background. At the end of the acclimation period, the chromatophores were staged and the animals were placed on the background opposite to the one to which they were acclimated. The results are presented in Fig. 5. By the end of the first hour, dispersion of the appropriate pigment (yellow on yellow background, etc.) was almost complete. However, concentration of the pigments did not parallel the acclimated condition of concentration even after 7 hours.

Since the amount of change in concentration or dispersion of pigment that occurs when an animal is placed on a background might depend on the previous acclimation, another experiment was performed in which animals were transferred from darkness to a yellow or black background. The animals were staged at 7 : A.M. The animals were selected from a stock group that had been placed in darkness the previous day. The first nine animals were placed in yellow dishes; the second nine, in black dishes. The chromatophores were staged every 30 minutes for the first two hours after the animals were placed in their respective dishes and thereafter were staged at hourly intervals. The animals were essentially acclimated to their respective backgrounds in 30 minutes, with two exceptions (Fig. 6). The dispersion of the pigment in the xanthophores of animals on the yellow background was not complete until the end of the first hour, and the concentration of pigment in the xanthophores of animals on the black background continued

slowly throughout the time of the experiment. At 1 : 15 P.M., six hours after

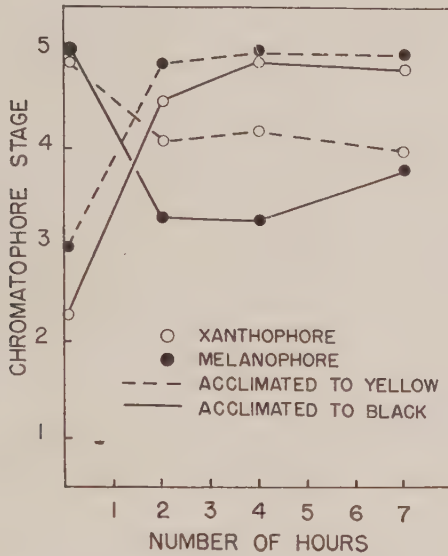


Fig. 5. Pigment concentration and dispersion in the chromatophores of *Ligia occidentalis* placed on backgrounds opposite to the ones to which they were acclimated. Six animals each were acclimated for 1½ hours to yellow and black backgrounds.

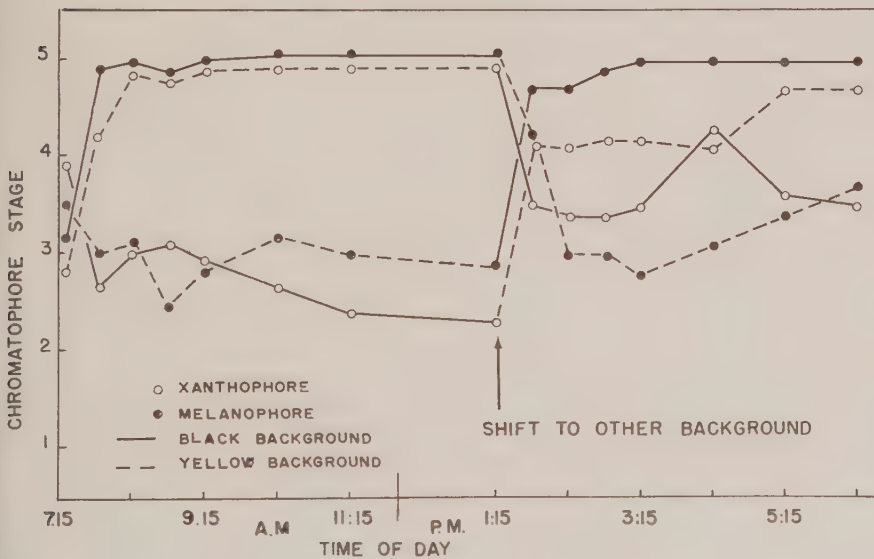


Fig. 6. Pigment concentration and dispersion in the chromatophores of *Ligia occidentalis* transferred from darkness to yellow and black backgrounds. After six hours, the animals were transferred to the opposite background.

the start of the experiment, the animals were staged and shifted to the other background. The chromatophores were staged every half hour for the first two

hours and each hour thereafter until 6 : 15 P.M. This part of figure 6 is essentially like figure 5. Most of the acclimation was completed in one hour, although some slight change occurred in the next hour in the melanophores of the animals on the black background, and in the next 2-3 hours in the xanthophores of the animals on the yellow background.

Enami (1941) reported that in *L. exotica* acclimated to black and white backgrounds, concentration of black pigment took one hour and the dispersion of black pigment took six hours when the animals were shifted to the opposite background. However, when Fingerman (1956) performed a similar experiment with the same species, he found that the black pigment reached almost the identical condition in 60 minutes to which its opposite number had acclimated. Smith (1938) reported that melanophores of *L. oceanica* acclimated to a black background reached equilibrium in $1\frac{1}{2}$ hours when placed on a white background, but animals acclimated to a white background required six hours before pigment dispersion reached equilibrium. An examination of figures 5 and 6 shows that the melanophores of *L. occidentalis* also reached equilibrium more quickly in those animals transferred from a dark to a light background than in those animals transferred from a light to a dark background. However, figure 6 shows that the initial response is greater when animals are changed from a light to a dark background. The initial response of xanthophores of animals acclimated to a dark background and switched to a light background is as great as the initial response of melanophores of animals acclimated to a light background and transferred to a dark background. But the xanthophores require a much longer period of time before the pigment is fully dispersed.

Animals kept in the dark and then placed on light and dark backgrounds show a similar response. Dispersion of pigment in both xanthophores and melanophores was rapid, but with dispersion of pigment in the xanthophore somewhat lagging behind that in the melanophore. Concentration of pigment was equally rapid. The melanophore fluctuated around a chromatophore stage of 3.0. The cause of this fluctuation is unknown; however, the melanophores can be considered to have reached equilibrium. However, a steady concentration of pigment occurred in the xanthophores from the second to the sixth hour.

Smith (1938) found that the melanophores reached equilibrium more quickly when transferred from darkness to a black background than when changed from white to a black background. The concentration of pigment required more time when animals were shifted from darkness to a white background than when animals were shifted from a black to a white background. However, when animals were taken from the dark and placed on black and white backgrounds, dispersion of the pigment in the melanophores was only slightly slower than concentration. This latter result is in close agreement with the experiment reported here. The chief difference between the results of Smith and the experiments reported here is in the initial response of the melanophores of animals changed from a black to a light back-

Animal	Worker	Source of hormone	Type of background acclimation of donor	Type of background acclimation of recipients	Results
<i>Ligia exotica</i>	Enami (1941b)	Blood transfusion	Black	White	Darkening.
		Head extracts of 10 animals	White	Black	Slight lightening followed by darkening.
			White	White	Average chromatophore stage changed from 1.6 to 2.9 in 30 minutes.
		Head extracts of 100 animals	Black	Black	Considerable paling followed by darkening. Average chromatophore stage changed from 4.8 to 4.4.
			White	White	Average chromatophore stage changed from 1.3 to 2.9 in 30 minutes.
<i>Ligia baudiniana</i>	Fingerman (1956)	Extracts of sinus glands, thoracic nerve cord, and optic ganglia, cerebral ganglia-circumesophageal connectives	Black	Black	Some paling followed by darkening.
			White	White	Average chromatophore stage changed from 5.0 to 4.2.
			average chromatophore stage of 3.9	White	Average chromatophore stage changed from 1.8 to 3.8 in 60 minutes.
			Black	Black	Blanching followed by darkening. Average chromatophore stage changed from 5.0 to 4.8 in 60 minutes.
			Black	Black	Slight pigment dispersion.
	Nagano (1949)	Aqueous extracts of the head	White	Black	Marked pigment dispersion.
			White at night	Black	Marked pigment dispersion.
	Kleinholz (1937)	Head extracts in sea water	White	Black	Marked pigment dispersion.
			Black	Black	Marked pigment dispersion.
			Black	White	Marked pigment dispersion.

ground. Smith's results show a slow initial response while that of *L. occidentalis* was rapid.

Two interesting differences in the behavior of the chromatophores of animals that have been acclimated to a yellow or black background and then shifted to the opposite background can be seen in figures 5 and 6. Firstly, the pigment in the xanthophores of animals acclimated to a yellow background and shifted to a black background did not become as concentrated as the pigment in the xanthophores of animals acclimated to a black background. This is in contrast to the pigment in the melanophores which had about the same concentration in the acclimated and the tested conditions. Secondly, the pigment in the melanophores tended to disperse after first concentrating in animals acclimated to a black background and shifted to a yellow background. This dispersion of the black pigment is associated with the longer period of time required by the pigment in the xanthophores to disperse.

Changes in the concentration and dispersion of pigment in the chromatophores of isopods are controlled by hormones (Carlisle and Knowles, 1959 : 55). However, the studies of the mechanisms of hormonal control have presented diverse results. These experiments are summarized in Table I. Examination of the table shows a considerable disparity in the results of making injections into intact recipients even within the same species. Inspection of the table also indicates that the acclimation condition of both donor and recipient is very important in determining the effects of injection experiments.

The importance of the factor of acclimation is further emphasized by studies on *Orconectes clypeatus* (Fingerman and Aoto, 1958) that demonstrated that under the conditions of long term acclimation, dispersing hormone increased in the circumesophageal connectives of crayfish on a white background whose red pigment was concentrated and that concentrating hormone increased in crayfish on a black background with dispersed red pigment. Since most of the experiments with *Ligia* were concerned only with the melanophores, some of the individual experiments could be interpreted to support the hypothesis that a single hormone is present. However, the entire body of data can be better understood if the presence of both a concentrating and a dispersing hormone is postulated. Smith (1938) postulated such a condition in *L. oceanica* based on the rates at which lightening and darkening took place under various experimental conditions.

When the reactions of both xanthophores and melanophores are considered, two hormones seem to be the minimum number that will account for the observed behavior of the chromatophores. The rates of change of the pigment in the chromatophores occurred too rapidly to be accounted for by the presence or absence of a single hormone. All of the pigment reactions which are illustrated in figures 1-6 can be rationalized on the hypothesis that the target organs react differently to the concentrations of the hormones in the blood. Such a schema is presented in Table II. The amount of hormone necessary to produce a complete reaction is given in the table in relative terms. An examination of figures 1-6 indicates that a complete reaction was not the typical response. Thus, the responses that occurred were

TABLE II

A hypothetical schema of hormone activity that controls the dispersion and concentration of pigment in the chromatophores of Ligia occidentalis. D = dispersing hormone, C = concentrating hormone.

Environmental condition	Xanthophore		Melanophore	
	Pigment Stage	Hormone and amount necessary to produce the pigment stage.	Pigment Stage	Hormone and amount necessary to produce the pigment stage.
Diurnal rhythm in constant dark:				
Day	Dispersed	D small	Dispersed	D large
Night	Concentrated	C large	Concentrated	C small
Two weeks constant dark	Concentrated	C large	Dispersed	D large
Constant illumination:				
Yellow background	Dispersed	D small	Concentrated	C small
Black background	Concentrated	C large	Dispersed	D large

a result of the relative concentrations of the two hormones in the blood. One example, from figure 6, should illustrate this point. Animals acclimated to a black background showed dispersed pigment in the melanophores (chromatophore stage 5.0) and concentrated pigment in the xanthophores (chromatophore stage 2.3). This could be the result of large amounts of dispersing hormone and medium amounts of concentrating hormone. When the animals were shifted to the yellow background, the amounts of both hormones decreased. The xanthophores reacted more quickly and the pigment dispersed. The pigment in the melanophore concentrated slowly as the level of the dispersing hormone fell. The two hormones came into a balance so that the xanthophores had a stage of 4.2 and the melanophores, 3.0. A subsequent increase in the dispersing hormone resulted in the dispersion of pigment in both chromatophores. Fingerman (1958) reported red pigment concentrating and dispersing hormones and white pigment concentrating hormone in the crayfish *Orconectes chapeatus*. However, the hormonal systems so far elucidated in the Crustacea have been so varied, that the composition of one system can not be used to predict the composition of another system. It is quite clear that further work is necessary before the endocrine system of *Ligia* can be known.

Reactions to Different Intensities of Light

The previously described experiments demonstrated that *L. occidentalis* can rapidly acclimate to background. Not only must this acclimation be a response to the shade of the background; it must also be a response to the light intensity of the incident light. Animals have been shown to respond to the albedo, the ratio of incident light striking the eye from above to reflected light striking the eye from below (Brown, 1950 : 685). The two components of the albedo have been separated in the experiments reported in this paper. The experiments in which the light

was held constant and the background varied have been described. The following experiments were conducted on a yellow background at different light intensities. Six animals were used in each experiment. The experiments were conducted after 9 : 00 P.M. in order to test the ability of the animals to respond to light stimulation when the pigment in the chromatophores was concentrating. The results of these experiments are presented in Figure 7.

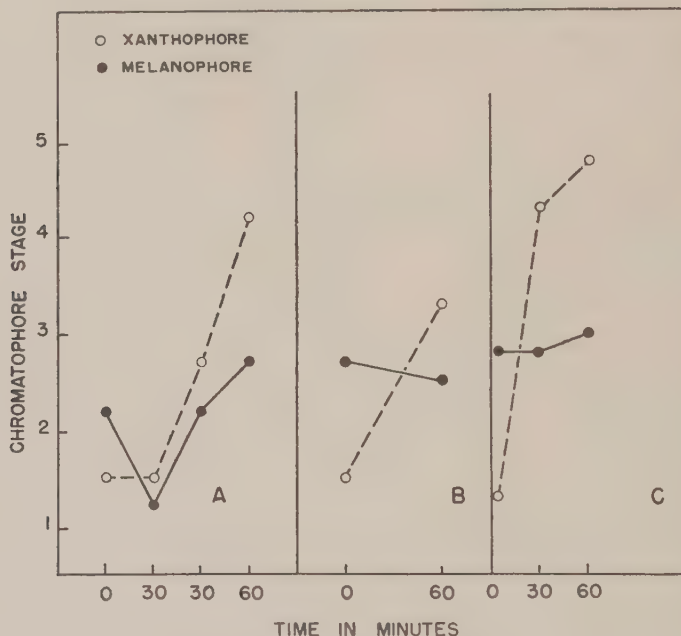


Fig. 7. Pigment concentration and dispersion in the chromatophores of *Ligia occidentalis* on a yellow background. A. 0-30 minutes, the animals were under 5 ft. c. of light. At the end of 30 minutes, the light intensity was raised to 32 ft. c. Experiment ran from 9 : 45 P.M. to 11 : 15 P.M. — B. The animals were under 17 ft. c. of light. Experiment ran from 9 : 15 P.M. to 10 : 15 P.M. — C. The animals were under 150 ft. c. of light. Experiment ran from 11 : 00 P.M. to midnight.

At 9 : 45 P.M. six animals were subjected to 5 ft. c. of light stimulation. After thirty minutes, there was no change in the xanthophores and there was some concentration of pigment in the melanophores. At that point, the light intensity was increased to 32 ft. c. (Fig. 7A). The pigment of both chromatophores dispersed, the yellow pigment dispersing almost twice as much as the black. In two further experiments the animals were treated with 17 ft. c. light at 9 : 15 P.M. (Fig. 7B) and with 150 ft. c. light at 11 : 00 P.M. (Fig. 7C). All three experiments demonstrated that *L. occidentalis* reacted to light with an expansion of pigment at the time in its diurnal rhythm when the pigment is concentrating. Enami (1941a) obtained similar results with *L. exotica*.

The activity of the pigment in the chromatophores showed a relationship to light intensity. Under dim light the black pigment concentrated; as the light

intensity increased, the amount of concentration decreased; a further increase in light intensity resulted in a pigment dispersion, tending to level off at a chromatophore stage of 3.0, the value associated with 150 ft. c. light intensity on a yellow background in the experiments described earlier. From no response under dim light, the pigment in the xanthophores dispersed at an increasing rate with increasing light intensity. These results show that *L. occidentalis* acclimated to change in albedo resulting from changes in incident light.

DISCUSSION

Since the primary response of the chromatophore system of *L. occidentalis* was acclimation to the shade of the background, one can infer that the functional significance of the chromatophore system is protective coloration.

Observations of the animals' activities in their natural environment lends support to such a hypothesis. *Ligia* is found along rocky shores just above the spray line. During low tide it ventures down into the intertidal area (Ricketts and Calvin, 1952 : 13). During low tides *Ligia* was active, being found on the rocks or among the algae. When disturbed, the isopods made short, rapid runs, dashing under a projecting knob on the rock or around the edge of the rock, or under a ledge where the animals flattened against the rock. The escape pattern was one of concealment for the animals did not attempt to run long distances nor to seek out narrow crevices in which they could hide. This is not to say that some animals did not run for a comparatively long distance nor that some did not get into crevices, but 90 % of the animals reacted as described above. Since the animals were difficult to see against the rocks, they could be easily collected by walking among the rocks where they were active and causing them to make a short dash. Once an animal made the short dash and flattened against the rock, it could carefully be approached and caught.

Ligia was not active at high tide. The animals aggregated under rubble in moist areas above the high tide line. When disturbed, the animals demonstrated essentially the same escape reaction as above except that the isopods dashed under nearby rubble.

The behavior pattern of escape is correlated with background coloration. But of what significance is the diurnal rhythm? The diurnal rhythm appears to be a mechanism that maintains the chromatophores of the animal in the proper state so that when *Ligia* becomes active, it is already at least partially protectively colored. When *Ligia* collect under rubble during the day, the reduction of light reaching the eye could result in a concentration of pigment (Fig. 7A, B). When the animals emerged during a daytime low tide, they would be pale against the darker rocks. At least thirty to sixty minutes would elapse before the animals become acclimated to the background (Fig. 6). During this time they would be more susceptible to predation. Those animals who reacted more rapidly to the change in light and background when they emerged from under the rocks would have a light selective advantage over the others. The genetic mechanism whereby

the high individual response to environmental stimulation could become genetically assimilated, in this case as a diurnal rhythm of chromatophore dispersion and concentration, has been discussed by Stern (1959, p. 188). Thus such a mechanism as the diurnal rhythm would have greater selective advantage and would persist and become typical of the species. However, the diurnal rhythm is flexible enough that it does not override the more basic background acclimation. Hence persistent illumination suppresses the rhythm. The rhythm is also suppressed in constant dark and at first sight the adaptive significance of this is not apparent. The dispersion of the pigment in the melanophores and the concentration of the pigment in the xanthophores and the morphological color changes parallel those conditions in animals which have been kept on a black background under constant illumination. Smith (1938) demonstrated by means of blinding techniques that a lack of stimulation of ventral elements of the eyes resulted in a melanophore stage of 4.7. In total darkness the melanophore stage was 2.7. The eyes of animals on a black background receive little ventral stimulation and in total darkness the eyes receive none. That part of the mechanism of response to light mediated by the ventral elements of the eye eventually dominates the response and the animals become so dark that they can hardly be seen against the black background in dim light. Thus the entire pattern of pigmentary responses can be interpreted as part of a system of background acclimation.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Chromatophoren von *L. occidentalis* paßten sich schnell an dunklen und hellen Hintergrund an. Die Isopoden waren heller gefärbt auf hellem Untergrund und dunkler auf dunklem Untergrund. Bei Tieren, die Lichtintensitäten von 150 foot candles ausgesetzt waren, zeigte der Grad der Pigmentverschiebung in den Chromatophoren eine Beziehung zu der vom Untergrund reflektierte Lichtmenge. Der 24 Stunden Rhythmus (Dispersion des Pigmentes bei Tage, Konzentration bei Nacht) wurde sofort unterdrückt durch konstante Beleuchtung, durch totale Dunkelheit nach Tagen. Die Ergebnisse der bisherigen Untersuchungen über die hormonale Kontrolle der Pigmentaktivität werden erörtert und die Existenz von mindestens zwei kontrollierenden Hormonen postuliert. Die Veränderungen in den Chromatophoren stehen im Zusammenhang mit den Gewohnheiten und dem Verhalten der Art im Sinne einer positiven Schutzfärbung.

LITERATURE CITED

- BROWN, F. A., Jr., 1950. Chromatophores and color change. Chapter 21 of Comparative animal physiology, C. Ladd Prosser. (W. B. Saunders Co.).
- BULLOCK, T. H., 1955. Compensation for temperature in the metabolism and activity of poikilotherms. *Biol. Rev.*, **30**: 311-342.
- CARLISLE, D. B. & F. KNOWLES, 1959. Endocrine control in crustaceans. (Cambridge University Press).
- ENAMI, M., 1941a. Melanophore responses in an isopod crustacean *Ligia exotica* I. General responses. *Japan Journ. Zool.*, **9**: 497-514.
- , 1941b. Melanophore responses in an isopod crustacean *Ligia exotica* II. Hormonal control of melanophores. *Japan Journ. Zool.*, **9**: 515-531.
- FINGERMAN, M., 1956. The physiology of the melanophores of the isopod *Ligia exotica*. *Tulane Stud. Zool.*, **3**: 139-148.
- , 1958. The chromatophore system of the crayfish *Orconectes clypeatus*. *Amer. Midl. Nat.* **60**: 71-83.
- & T. AOTO, 1958. Chromatophorotropins in the crayfish *Orconectes clypeatus* and their relationship to long term background adaptation. *Physiol. Zool.*, **31**: 193-208.

- & M. E. LOWE, 1957. Influence of time on background upon the chromatophore systems of two crustaceans. *Physiol. Zool.*, **30**: 216-231.
- HOGBEN, L. T. & D. SLOME, 1931. The pigmentary effector system. VI. The dual character of endocrine coordination in amphibian colour change. *Proc. Roy. Soc. Lond., (B.)* **108**: 10-53.
- KLEINHOLZ, L. H., 1937. Studies in pigmentary system of Crustacea I. Color changes and diurnal rhythm in *Ligia baudiniana*. *Biol. Bull.*, **72**: 24-36.
- NAGANO, T., 1949. Physiological studies on the pigmentary system of Crustacea. III. The color changes of an isopod *Ligia exotica* (Roux). *Sci. Rep. Tohoku Univ., 4th Sec. (Biol.)*, **18**: 167-175.
- RICKETTS, E. F. & J. CALVIN, 1952. *Between Pacific Tides*. 3rd Ed., Revised by J. W. Hedgpeth. (Stanford U. Press).
- SMITH, H. G., 1938. The receptive mechanism of the background response in chromatic behaviour of Crustacea. *Proc. Roy. Soc. Lond., (B.)* **125**: 250-263.
- STERN, CURT, 1959. Variation and hereditary transmission. *Proc. Amer. Phil. Soc.*, **103**: 183-189.
- WAT, J., 1910. Colour changes in the isopod. *Ligia oceanica*. *Journ. Physiol.*, **40**: 40-41.

GAMMARUS SALINUS — EINIGE DATEN ÜBER DEN UMWELT-EINFLUSS AUF WACHSTUM, HÄUTUNGSFOLGE, HERZFREQUENZ UND EIENTWICKLUNGSDAUER

VON

OTTO KINNE¹⁾

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Kiel, Deutschland und dem Department of Zoology, University of Toronto, Canada.

Im Rahmen meiner Studien an brackwasserlebenden Amphipoden hatte ich 1952 mit Untersuchungen über die Ökologie und Physiologie von *Gammarus salinus*, *G. zaddachi* und *G. oceanicus* begonnen. Ziel dieser Untersuchungen war eine vergleichende Analyse der physiologisch-ökologischen Eigenarten dieser drei Spezies und dem vorher untersuchten *G. duebeni*. Infolge meiner Übersiedlung nach den USA und später dann nach Kanada konnte dieses Forschungsprogramm nicht zuende geführt werden. Immerhin wurden aber für *G. salinus* und *G. zaddachi* eine Anzahl neuer Daten erarbeitet. Der vorliegende Beitrag fasst die Ergebnisse meiner Untersuchungen an *G. salinus* zusammen. Über die Befunde an *G. zaddachi* werde ich zu einem späteren Zeitpunkt in dieser Zeitschrift berichten.

Gammarus salinus Spooner wurde ursprünglich beschrieben als eine der Unterarten von *G. zaddachi* Sexton, 1912, nämlich als *G. zaddachi salinus* Spooner, 1947; die beiden anderen Unterarten waren *G. zaddachi zaddachi* Sexton, 1912 und *G. zaddachi oceanicus* Segerstråle, 1947. Später wurden diese drei Unterarten dann — auf Grund ihrer genetischen Selbständigkeit, sowie struktureller und ökologischer Unterschiede — der Rang von Arten zuerkannt (Kinne, 1954a; siehe auch Spooner, 1947 und Segerstråle, 1947).

G. salinus lebt in Brackgewässern Europas, zum Beispiel in Flussmündungen, Häfen, Gräben, Teichen, Tümpeln usw. Die hier vorgelegten Daten wurden aus Material aus dem Kleinen Kiel (Charakteristik, Fauna, t° C und S ‰ in Kiel, 1952a, 1954b), einem Brackgewässer innerhalb der Stadt Kiel, Norddeutschland, gewonnen. Die Untersuchungen wurden durchgeführt im Zoologischen Institut der Universität Kiel, und zwar von Anfang 1952 bis Ende 1953.

MATERIAL UND METHODIK

Im Frühjahr 1952 und im Frühjahr 1953 wurden jeweils etwa 100 geschlechtsreif gewordene Exemplare am Ostufer des Kleinen Kiel (im Mittel etwa 10-12 ‰ Salzgehalt) entnommen, ins Laboratorium überführt und 2 Tage

¹⁾ Gegenwärtige Anschrift: Department of Zoology, University Toronto, Canada.

später in 3 Gruppen unterteilt (12°C ; 10‰ S). Innerhalb von 14 Tagen wurde der Salzgehalt dann in der ersten Gruppe langsam auf 5‰ gesenkt und in der zweiten auf 30‰ erhöht. Die dritte Gruppe verblieb in 10‰ . Von nun an wurde der Salzgehalt konstant ($\pm 0,4\text{‰}$) gehalten. Die Isolation von kopulierenden Paaren begann 15 Tage später. Alle Kopulanten wurden einzeln in runde Zuchtgläser ($\varnothing 14\text{ cm}$; 1000 cm^3 Wasser) überführt.

Die Versuchstiere wurden zwei verschiedenen Temperaturbedingungen ausgesetzt. In Versuchsreihe A (etwa 40 % der Versuchstiere) schwankte die Wassertemperatur in den Zuchtgläsern zwischen $19,0^{\circ}\text{C}$ und $20,0^{\circ}\text{C}$. Unter diesen Bedingungen wurde die Wachstumsrate ermittelt. Alle anderen Untersuchungen erfolgten unter annähernd natürlichen Temperaturbedingungen: In Versuchsreihe B (etwa 60 % der Versuchstiere) kopierte die Wassertemperatur in den Zuchtgläsern etwa den jährlichen Temperaturgang des Biotops in 30 cm Wassertiefe. Allerdings waren die täglichen Schwankungen geringer (meist unter $0,5^{\circ}\text{C}$), und die Minimaltemperaturen blieben im Winter etwa $2,5^{\circ}\text{C}$ oberhalb des niedrigsten im Kleinen Kiel gemessenen Werts ($-0,5^{\circ}\text{C}$). Die Wassertemperatur in den Zuchtgläsern wurde mittags auf $1/10^{\circ}\text{C}$ genau abgelesen und die täglichen Extremwerte mit Hilfe eines Minimum-Maximum Thermometers ermittelt. Aus den so gewonnenen Werten wurde dann später für die gewünschte Anzahl Tage der Durchschnitt errechnet. Dieser Temperaturmittelwert wird im folgenden als „Bezugstemperatur“ bezeichnet.

Die Kulturen standen in einem Raum, der mit grossen Fenstern versehen war. Lichtquelle: einfallendes Tageslicht; Tageslänge: wie im Freiland; Lichtintensität: etwas geringer als im Freien; direktes Sonnenlicht wurde vermieden. Weitere Einzelheiten über Halterung und Nahrung wie bei *G. duebeni* (Kinne, 1953a, 1953b). Alle Versuchstiere wurden täglich gegen mittag gefüttert. Lebende Oligochaeten (*Enchytraeus*) standen dauernd als Nahrungsquelle zur Verfügung (unbeschränkte Nahrungsversorgung).

UNTERSUCHUNGSERGEBNISSE

Gammarus salinus ist schwerer zu kultivieren als *G. duebeni*. In der Zeit zwischen dem Schlüpfen und dem Eintritt der Geschlechtsreife betrug die Sterberate etwa 30-40 %, bei *G. duebeni* unter gleichartigen Bedingungen nur etwa 6 %. Die hohe Sterberate lässt sich vermutlich durch verbesserte und verfeinerte Zuchtbedingungen etwas reduzieren. Beobachtungen im Freiland deuten jedoch darauf hin, dass die Sterberate auch unter günstigen Bedingungen in der freien Natur relativ hoch ist — höher als bei den im gleichen Biotop lebenden *G. duebeni*.

1. Wachstum

Sämtliche Wachstumsversuche wurden an der F_1 -Generation der eingefangenen Tiere durchgeführt, und zwar bei Wassertemperaturen zwischen $19,0^{\circ}\text{C}$ und $20,0^{\circ}\text{C}$ (Versuchsreihe A) und einem Salzgehalt von 10‰ . Die Vermessung der Körperlänge (gradlinige Entfernung Rostrumspitze bis Telsonbasis bei normalgestreck-

tem Körper) erfolgte an lebenden Tieren, die zu diesem Zweck vorsichtig auf eine Glasplatte pipettiert wurden, unter der Millimeterpapier befestigt war. Diese Prozedur schien die Versuchstiere in keiner Weise nachteilig zu beeinträchtigen. Das Alter wird im folgenden in Tagen nach dem Schlüpfen angegeben.

Frisch geschlüpfte *G. salinus* sind unter den gesetzten Versuchsbedingungen

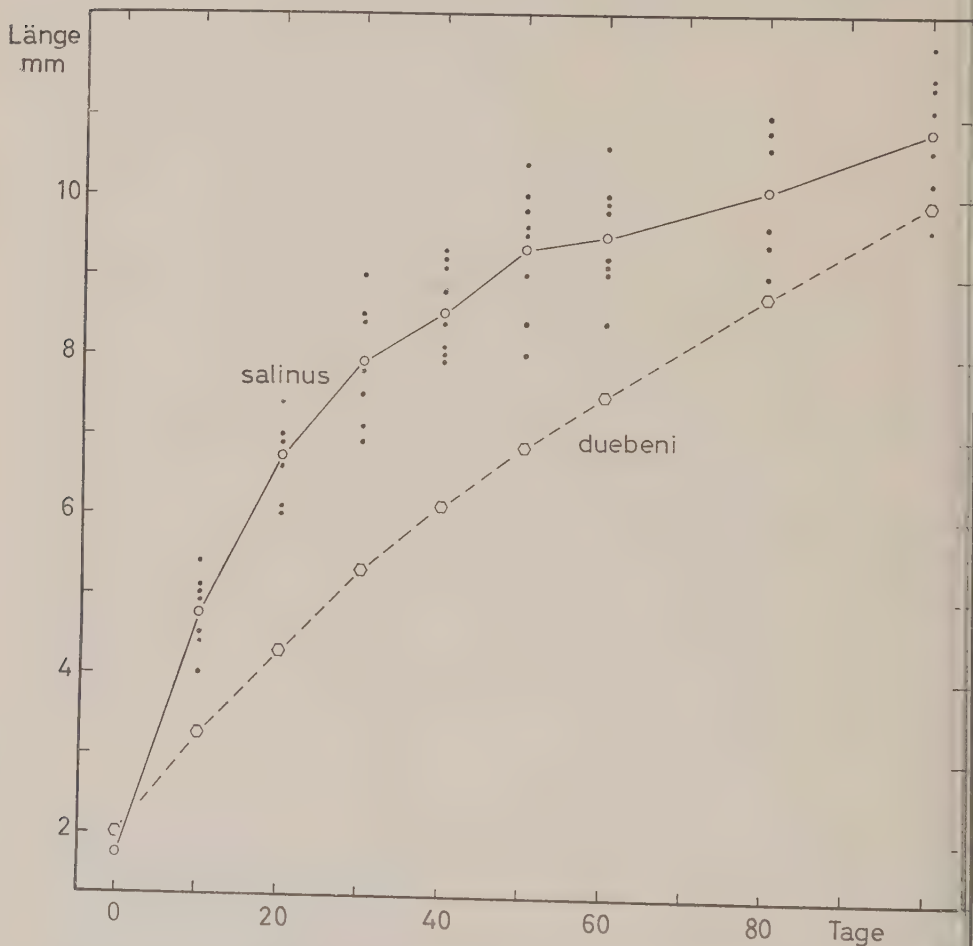


Fig. 1. Längenwachstum gleichalter *Gammarus salinus* Weibchen. Einzelwerte (·) und Mittelwerte (o); siehe auch Tab. I. Das Lebensalter ist in Tagen nach dem Schlüpfen auf der Abszisse eingetragen. Zum Vergleich sind die korrespondierenden Mittelwerte (o) auch für *G. duebeni* Weibchen eingetragen. $t^{\circ}\text{C} = 19,0$ bis $20,0$; $\text{S}^0_{100} = 10$. — *G. salinus* wächst im ersten Lebensabschnitt wesentlich schneller und wird auch eher geschlechtsreif.

etwa 1,8 mm lang. Während des ersten Lebensabschnittes (Wachstumsphase) ist die Wachstumsrate erheblich grösser als bei *G. duebeni* (Fig. 1, Tab. I). Schon nach 1 bis 3 Tagen wird der anfängliche Grössenvorteil der mit etwa 2 mm Länge schlüpfenden *G. duebeni* ausgeglichen.

TABELLE I

Längenwachstum von *Gammarus salinus* Weibchen. Einzelwerte, zusammengestellt nach verschiedenen Versuchsgruppen. $t^{\circ}\text{C} = 19,0$ bis $20,0$; $S\text{ ‰} = 10$.

		Tage nach dem Schlüpfen								
		0	10	20	30	40	50	60	80	100
Länge in mm		1,6	4,0	6,0	6,9	7,9	8,0	8,4	9,0	9,6
		1,7	4,4	6,1	7,1	7,9	8,4	9,0	9,4	10,0
		1,7	4,5	6,6	7,5	8,0	9,0	9,1	9,6	10,2
		1,8	4,7	6,9	7,8	8,1	9,3	9,2	10,0	10,6
		1,8	4,8	6,9	7,9	8,4	9,4	9,5	10,1	10,9
		1,8	4,9	6,9	8,0	8,5	9,5	9,8	10,1	11,1
		1,8	5,0	7,0	8,0	8,8	9,6	9,8	10,2	11,1
		1,8	5,0	7,4	8,4	9,1	9,8	9,9	10,6	11,4
		1,9	5,1	—	8,5	9,2	10,0	10,0	10,8	11,5
		1,9	5,4	—	9,0	9,3	10,4	10,6	11,0	11,9
Mittel- werte		1,78	4,78	6,73	7,91	8,52	9,34	9,50	10,08	10,83

Die *G. salinus* Weibchen erreichen unter den gesetzten Bedingungen die Geschlechtsreife (erste Oviposition) mit einer Länge von 7 bis 8 mm und einem Alter von etwa 20 bis 30 Tagen. Die Männchen wachsen zunächst etwa gleich schnell. Nach 30 bis 35 Tagen beginnen sie aber eine zunehmende Grössenüberlegenheit über die Weibchen zu erlangen (Tab. II). Die Geschlechtsreife tritt bei ihnen eine Woche oder mehrere Wochen später ein als bei den Weibchen.

Vergleichen wir diese Daten mit *G. duebeni*. Die Weibchen dieser Art erreichen

TABELLE II

Längenwachstum von *Gammarus salinus* Männchen. Einzelwerte.
 $t^{\circ}\text{C} = 19,0$ bis $20,0$; $S\text{ ‰} = 10$.

		Tage nach dem Schlüpfen				
		40	50	60	80	100
Länge in mm		7,3	8,4	8,6	9,6	11,0
		8,0	8,6	8,8	9,8	11,7
		8,1	8,6	8,9	10,0	11,8
		8,6	9,1	9,2	10,3	12,0
		8,7	9,6	9,3	10,4	12,4
		9,0	9,9	9,8	10,5	12,6
		9,7	10,0	9,9	10,5	12,9
		9,9	10,4	10,0	10,9	13,0
		—	10,6	10,8	11,3	13,1
		—	10,6	12,0	11,4	13,6
Mittel- werte		8,66	9,58	9,73	10,47	12,41

die Geschlechtsreife unter gleichartigen Bedingungen frühestens mit einer Länge von etwa 12 mm und einem Alter von 150 bis 180 Tagen. Für die Männchen lauten die entsprechenden Daten: 14 bis 15 mm und 200 bis 220 Tage.

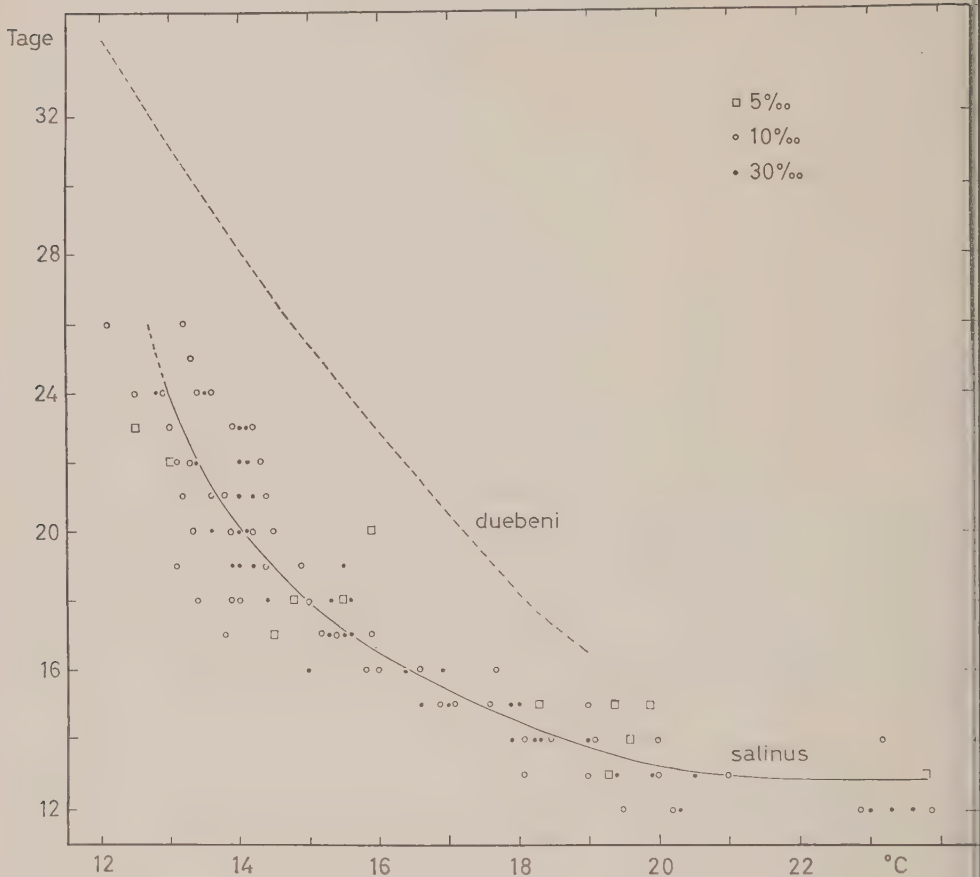


Fig. 2. Häutungsfolge geschlechtsreifer *G. salinus* Weibchen. Einzelwerte; siehe auch Tab. III. Auf der Abszisse ist die Bezugstemperatur in °C angegeben, auf der Ordinate die zugehörigen Exuvialintervalle in Tagen. Die entsprechende Kurve für *G. duebeni* Weibchen ist entnommen aus Kinne 1953b. In 5‰, 10‰ und 30‰ lassen sich keine Unterschiede nachweisen. Bei gleicher Temperatur sind die Exuvialintervalle kürzer als die von *G. duebeni*.

Bei Temperaturen zwischen 19,0° und 20,0° C ist *G. salinus* also erheblich schnellwüchsiger und erreicht auch die Geschlechtsreife wesentlich früher als *G. duebeni*.

2. Häutungsfolge

Der Zeitpunkt der Häutung wurde auf den Tag genau bestimmt. Die zwischen zwei aufeinanderfolgenden Häutungen geliegene Zeitspanne wird der Kürze halber als „Exuvialintervall“ bezeichnet. In Fig. 2 und in Tab III sind die Exuvialintervalle

für die *G. salinus* Weibchen wiedergegeben. Die zu den betreffenden Exuvialintervallen gehörigen Bezugstemperaturen sind in Fig. 2 auf der Abszisse angegeben.

TABELLE III

Häutungsfrequenz geschlechtsreifer *Gammarus salinus* Weibchen. Einzelwerte. Angegeben ist die Dauer der Exuvialintervalle in Tagen und die zugehörige Bezugstemperatur in ° C.

Exuvial- inter- valle (Tage)	5 ‰ S				10 ‰ S				30 ‰ S			
12	—	—	—	19,5	20,2	23,9	22,9	20,3	23,0	23,3	23,6	
13	20,0	19,3	23,8	19,0	20,0	21,0	18,1	19,9	20,0	19,4	20,5	
14	19,6	—	—	18,1	19,1	20,0	18,5	19,0	17,9	18,2	18,3	
15	18,3	19,4	19,9	19,0	17,6	17,1	16,9	17,0	16,6	17,9	18,0	
16	16,6	—	—	17,7	16,0	16,6	15,8	16,9	16,4	15,0	—	
17	14,5	—	—	15,4	15,9	13,8	15,2	15,3	15,6	15,5	—	
18	15,5	14,8	—	15,0	13,9	14,0	13,4	14,0	14,4	15,3	15,6	
19	—	—	—	14,4	13,1	14,9	—	13,9	15,5	14,0	14,2	
20	15,9	—	—	13,3	14,5	14,2	13,9	14,0	13,9	14,1	13,6	
21	—	—	—	13,2	14,4	13,8	13,6	14,2	14,0	—	—	
22	13,0	—	—	14,3	13,1	13,3	—	14,0	14,1	13,4	—	
23	12,5	—	—	13,9	13,0	14,2	13,9	14,0	14,1	13,0	—	
24	—	—	—	12,5	13,6	13,4	12,9	12,8	13,5	—	—	

Bei einer Bezugstemperatur von 21° C häuten sich geschlechtsreife *G. salinus* Weibchen etwa alle 13 Tage, bei einer Bezugstemperatur von 18° C alle 14 bis 15 Tage und bei 13° C alle 24 Tage. *G. duebeni* Weibchen dagegen häuten sich bei 18° C nur alle 18 Tage und bei 13° C nur etwa alle 31 Tage (Kinne, 1953b). Die Exuvialintervalle der Männchen sind bei gleicher Temperatur länger als die der Weibchen. Eine langsamere Häutungsfrequenz geschlechtsreifer Männchen wurde auch bei *G. duebeni* festgestellt. Eine weitere Übereinstimmung mit den für *G. duebeni* erarbeiteten Daten betrifft die Verlängerung der Exuvialintervalle bei Isolation, d.h. ohne Männchen, gehaltenen Weibchen, den sogenannten „Solo-Weibchen“. Wie aus den drei Beispielen in Tab. IV hervorgeht, verlangsamt sich die Häutungsfolge von Solo-Weibchen beginnend mit dem 3. oder 4. Exuvialintervall nach der Isolation. Bei geschlechtsreifen Weibchen, die mit einem geschlechtsreifen Männchen zusammen gehalten wurden, sogenannten „Paar-Weibchen“, zeigten die Exuvialintervalle bei gleichbleibenden Temperaturbedingungen keine eindeutige Beziehung zum Alter: sie blieben — innerhalb der normalen Variationsbreite — praktisch konstant. Nur bei sehr alten, oder offensichtlich kranken Tieren kann es zu einer merkbaren Verlängerung der Exuvialintervalle kommen. Häufig tritt der Tod dann kurz vor, während oder kurz nach der letzten Häutung ein.

TABELLE IV

Exuvialintervalle von drei isoliert gehaltenen Gammarus salinus Solo-Weibchen
 Angegeben ist die Dauer der Intervalle in Tagen. $t^{\circ}\text{C} = 19 \pm 0,4^{\circ}\text{C}$; $S \text{ ‰} =$

Solo-Weibchen	Exuvialintervalle nach Isolation					
No.	1	2	3	4	5	6
1	14	13	15	26	31	♀ tot
2	13	14	18	21	29	34
3	14	14	16	20	27	♀ tot

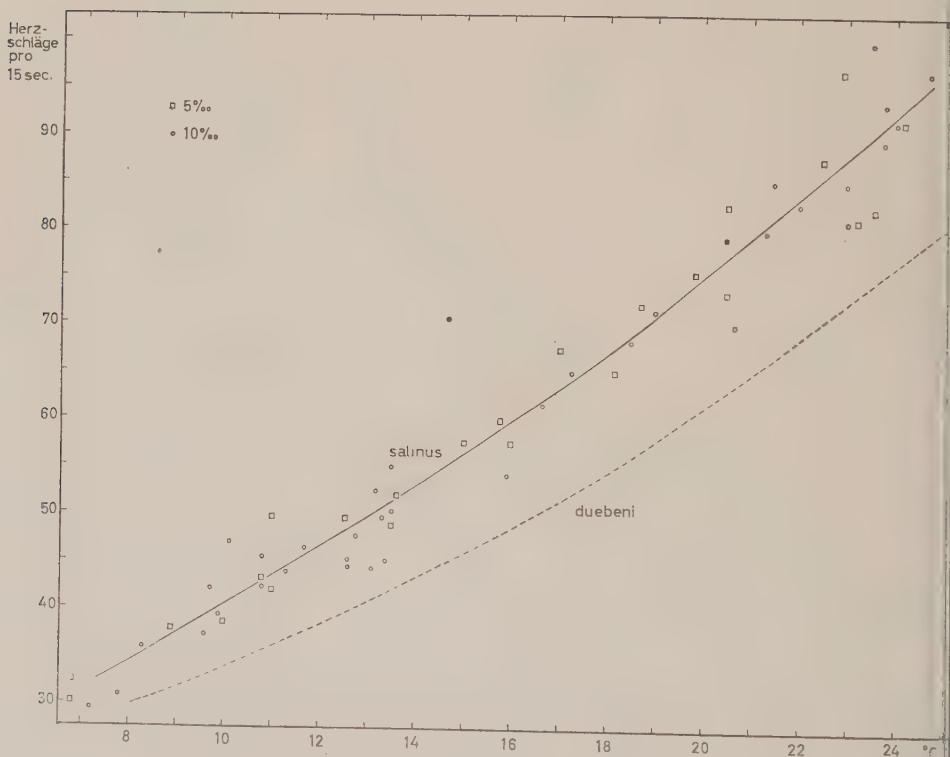


Fig. 3. Herzfrequenz geschlechtsreifer *G. salinus* Weibchen in 5‰ und in 10‰. Die Weibchen waren 16 bis 18 mm lang. Angegeben ist die Anzahl Herzpulsationen pro 15 Sekunden (Mittelwert aus jeweils 10 Einzelzählungen). Die Kurve für *G. duebeni* ist entnommen aus Kinne, 1952b. Die Herzfrequenz ist in 5‰ und in 10‰ praktisch gleich. Für die Männchen (17 bis 20 mm) ergab sich etwa die gleiche Kurve. In beiden Geschlechtern ist die Frequenz höher als bei *G. duebeni*.

Dass die verlangsamte Häutungsfolge von Solo-Weibchen nach erfolgter Kopulation wieder normalisiert wird, wurde durch die Ergebnisse von drei Experimenten wahrscheinlich gemacht. Ein solches Verhalten würde übereinstimmen mit dem früher an *G. duebeni* erhaltenen Befunden. Bei *G. duebeni* wird die Häutungsfolge

er Weibchen ja unter anderem durch die Übertragung des Sperma stimuliert und gesteuert (Kinne, 1954c).

Für die in 5 ‰, 10 ‰ und 30 ‰ Salzgehalt lebenden Versuchstiere liessen sich keine eindeutigen Unterschiede in der Häutungsfolge nachweisen. Die zur Verfügung stehenden Daten sind allerdings für eine detaillierte Beurteilung kaum ausreichend, und es erscheint durchaus möglich, dass ein umfangreicheres Material zur Entdeckung von Unterschieden führen könnte. Derartige Unterschiede dürften aber recht gering sein — geringer als bei *G. duebeni*.

3. Herzfrequenz

Bei den Untersuchungen über die Herzfrequenz wurde die gleiche Methodik angewandt wie bei dem vorher untersuchten *G. duebeni* (Kinne, 1952b p. 140).

Die Herzfrequenz nimmt mit zunehmender Bezugstemperatur zu (Fig. 3). Sie ist etwa gleich bei geschlechtsreifen Weibchen und Männchen. Bei gleicher Bezugstemperatur ist sie höher als bei *G. duebeni*.

Für die bei 5 ‰ und 10 ‰ gehaltenen Versuchstiere lassen die wenigen zur Verfügung stehenden Werte keine ins einzelne gehenden Rückschlüsse auf den Einfluss des Salzgehaltes zu (für 30 ‰ liegen insgesamt nur 7 Werte vor). Vermutlich ist die Herzfrequenz in diesen beiden Salzgehaltsstufen annähernd gleich.

4. Eientwicklungsdauer

Unter „Eientwicklungsdauer“ wird die zwischen Oviposition und Schlüpfen liegende Anzahl Tage verstanden. Der Tag der Oviposition ist durch die Häutung des Weibchens, die Aufgabe der Reiterstellung und die Gegenwart frisch abgelegter, dunkler Eier im Marsupium klar gekennzeichnet. Das Schlüpfdatum wurde bei der möglichen Inspektion des Marsupiuminhaltes unter einem Binokularmikroskop ermittelt.

Die Beziehung zwischen Eientwicklungsdauer und Bezugstemperatur ist in Fig. 4 und in Tab. V wiedergegeben. Ein Vergleich mit *G. duebeni* zeigt, dass die Eientwicklungsdauer bei *G. salinus* bedeutend kürzer ist. Eine schnellere Entwicklung der Eier war auf Grund der Befunde über die kürzeren Exuvialintervalle der *G. salinus* Weibchen natürlich zu fordern.

TABELLE V

Temperaturabhängigkeit der Entwicklungsdauer befruchteter Marsupialeier bei *Gammarus salinus*. $S_{\text{‰}} = 10$.

Entwicklungs- dauer in Tagen	Bezugstemperatur in °C.					
9	22,1	21,4	20,3	21,0	20,2	21,4
10	19,5	19,8	19,9	21,3	20,0	19,1
11	17,6	19,8	18,7	18,2	18,0	18,3
12	17,1	17,9	16,6	16,9	17,4	—
13	15,3	16,4	16,6	15,9	—	—
14	15,1	15,3	14,7	15,0	—	—
15	14,1	13,7	14,2	14,3	14,2	13,8

In 5 ‰ schlüpfte nur ein einziger Brutsatz von insgesamt 29 Brutsätzen und in 30 ‰ kein einziger von insgesamt 31. Der Einfluß des Salzgehaltsfaktors auf die Entwicklungsdauer läßt sich daher an Hand der vorliegenden Daten nicht beurteilen. Die Ergebnisse sprechen indes dafür, daß die 10 ‰ Salzgehaltsstufe

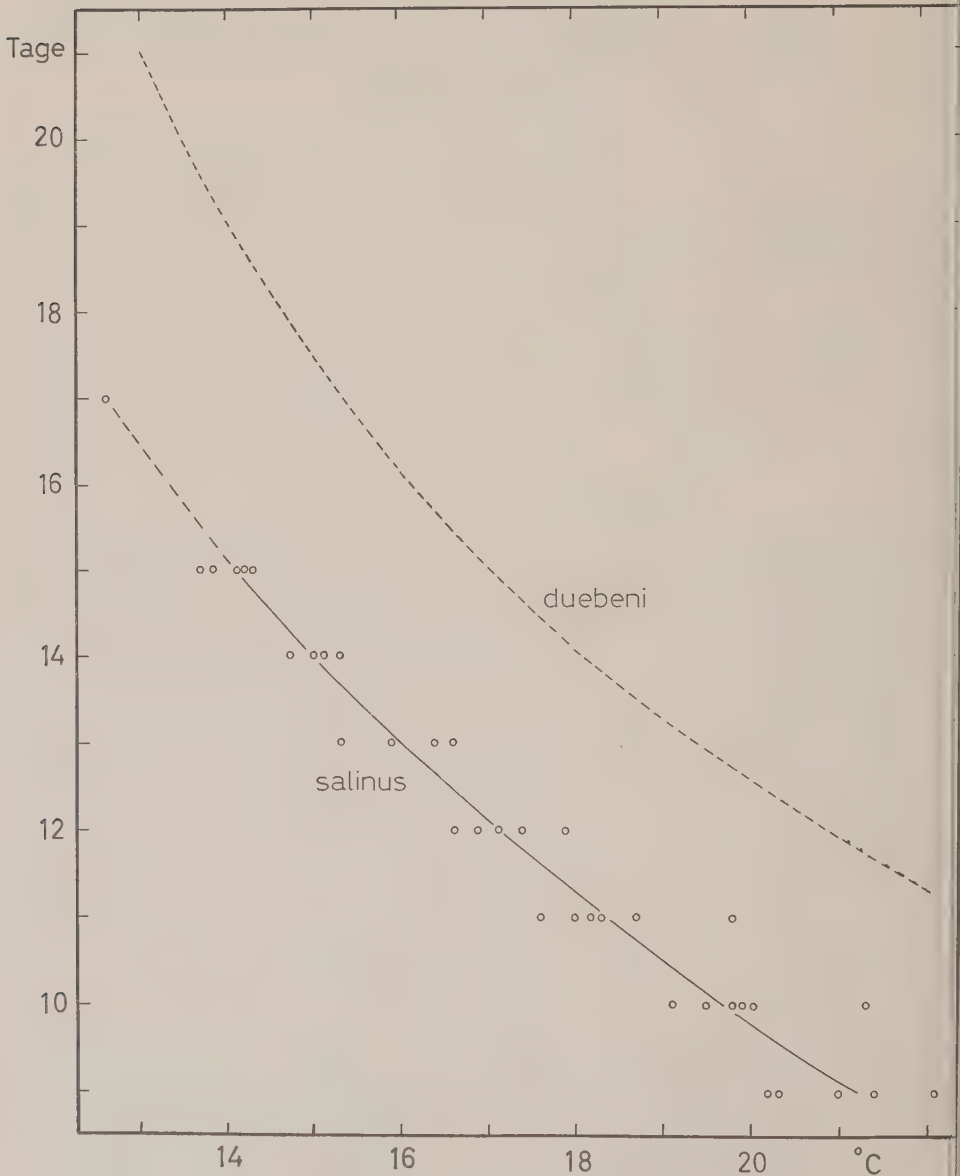


Fig. 4. Entwicklungsdauer befruchteter Marsupialeier bei verschiedenen Bezugstemperaturen. Einwerte; siehe auch Tab. V. ‰ = 10. Die Kurve für *G. duebeni* ist entnommen aus Kinne, 1938. — *G. salinus* Eier entwickeln sich bei gleicher Bezugstemperatur schneller als die von *G. duebeni*.

wesentlich günstigere Bedingungen für die Eientwicklung bietet als 5 ‰ oder 30 ‰.

SUMMARY

Experimental data are presented on growth, molting frequency, rate of heart beat and incubation time, in *Gammarus salinus* exposed to different temperature and salinity conditions. The specimens tested were members of a population living in a brackish water pond (Kleiner Kiel, Kiel, North Germany) or their F₁-generation.

At temperatures between 19.0° and 20.0°C and a salinity of 10 ‰, females attain sexual maturity (first oviposition) 20 to 30 days after hatching; their average length, measured in a straight line from tip of rostrum to base of telson, is then 7 to 8 mm (fig. 1, table I). Males reach maturity 1 or several weeks later.

The molting frequency varies greatly with temperature (fig. 2, table III), the intervals being longer in males than in females. Females kept without a male show a progressive prolongation of the intervals beginning with the 3rd or 4th interval following isolation (table IV). Females kept together with males, in pairs, exhibit under constant conditions practically constant intervals, except for very old or sick individuals. No significant differences were obtained in the three salinity levels: 5 ‰, 10 ‰ and 30 ‰.

The rate of heart beat (fig. 3) is roughly the same in adult females and males; no significant differences between individuals exposed to the different salinities were observed.

Incubation time (number of days between oviposition and hatching) depends largely on the temperature (fig. 4, table V); the data available do not indicate significant differences at the three salinity levels.

Exposed to an identical environment, *G. salinus* grows faster, molts at shorter intervals and exhibits a higher frequency of heart beat than does *G. duebeni*. Its eggs also develop in a shorter time.

ZITIERTE LITERATUR

- KINNE, O., 1952a. Zum Lebenszyklus von *Gammarus duebeni* Lillj. nebst einigen Bemerkungen zur Biologie von *Gammarus zaddachi* Sexton subsp. *zaddachi* Spooner. Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven, **1**: 187-203.
- , 1952b. Zur Biologie und Physiologie von *Gammarus duebeni* Lillj., V: Untersuchungen über Blutkonzentration, Herzfrequenz und Atmung. Kieler Meeresforsch., **9**: 134-150.
- , 1953a. Zur Biologie und Physiologie von *Gammarus duebeni* Lillj., I. Z. wiss. Zool., **157**: 427-491.
- , 1953b. Zur Biologie und Physiologie von *Gammarus duebeni* Lillj., II. Über die Häutungsfrequenz, ihre Abhängigkeit von Temperatur und Salzgehalt, sowie über ihr Verhalten bei isoliert gehaltenen und amputierten Versuchstieren. Zool. Jb. (Physiol.), **64**: 183-206.
- , 1954a. Die *Gammarus*-Arten der Kieler Bucht. Zool. Jb. (System.), **82**: 405-424.
- , 1954b. Eidonomie, Anatomie und Lebenszyklus von *Sphaeroma hookeri* Leach (Isopoda). Kieler Meeresforsch., **9**: 100-120.
- , 1954c. Zur Biologie und Physiologie von *Gammarus duebeni* Lillj., VIII: Die Bedeutung der Kopulation für Eiablage und Häutungsfrequenz. Biol. Zbl., **73**: 190-202.
- SEGERSTRÅLE, S. G., 1947. New observations on the distribution and morphology of the amphipod, *Gammarus zaddachi* Sexton, with notes on related species. Journ. Mar. Biol. Assoc., **27**: 219-244.
- SEXTON, E. W., 1912. Some brackish-water Amphipoda from the mouths of the Weser and the Elbe, and from the Baltic. Proc. Zool. Soc. London, **1912**: 656-665.
- SPOONER, G. M., 1947. The distribution of *Gammarus* species in estuaries. Part I. Journ. Mar. Biol. Assoc., **27**: 1-52.

SUR QUELQUES COPÉPODES ASSOCIÉS AUX INVERTÉBRÉS DES CÔTES DU ROUSSILLON

PAR

JAN H. STOCK

Zoölogisch Museum, Amsterdam, Pays Bas

I. INTRODUCTION

La collection traitée, peu importante par le nombre des exemplaires et espèces, rassemblée dans la région de Banyuls (France, département des Pyrénées Orientales), ajoute une notable contribution à notre connaissance antérieurement acquise de la systématique et de la distribution de certaines espèces de Copépodes vivant en association avec des Invertébrés marins. Le matériel utilisé pour la présente étude provient de sources très différentes. Une partie a été récoltée pendant des stages de nos étudiants en biologie, effectués au Laboratoire Arago en juin 1956 et juin 1959, une autre partie au cours des recherches entreprises systématiquement par l'auteur en septembre et octobre 1959. Ces dernières investigations furent subventionnées par l'Organisation Néerlandaise des Recherches Purcs (Z.W.O.), la Haye (projet n° R 954-24). Une troisième partie du matériel examiné a traversé l'Atlantique par deux fois, avant de parvenir entre mes mains : récolté par Monsieur C. Delamare Deboutteville, sous-directeur du Laboratoire Arago, en 1950, ce matériel fut envoyé pour étude à la Smithsonian Institution, Washington, États-Unis; de là à Seattle, où Monsieur P. L. Illg comptait en entreprendre la détermination. Récemment, Monsieur Illg, n'ayant pas trouvé le temps de l'examiner, a remis la petite collection à Monsieur A. G. Humes, Boston, qui son tour m'a aimablement confié cette étude.

Je tiens à lui exprimer ma reconnaissance, ainsi qu'à la Direction et au personnel du Laboratoire Arago, qui ont facilité mes recherches en mettant à ma disposition les moyens de travail indispensables. C'est avec beaucoup de gratitude, que je mentionnerai l'assistance des collègues qui ont bien voulu identifier les hôtes et parasites traités dans cette note: MM. L. B. Holthuis, Leiden (Décapodes), Laubier, Banyuls (Polychètes), J. Paris, Banyuls (Éponges) et Mmes W. S. van der Feen-van Benthem Jutting, Amsterdam (Lamellibranches et Prosobranches) et K. Wirz, Banyuls (Céphalopodes et une partie des Opisthobranches).

II. PARTIE SYSTÉMATIQUE

*A. Harpacticoida****Sunaristes paguri* Hesse**

Mat. principale: cf. Lang, 1948, p. 161.

Matériel: Les deux sexes dans des coquilles habitées par l'Anomoure *Clibanarius erythropus* (Latr.). Littoral devant le Laboratoire Arago, juin et octobre 1959 (Z.M.A. Co. 100.531, 100.561). Fréquence: 13 Copépodes pour 99 exemplaires de l'hôte examinées.

Remarques: Il y a relativement peu d'espèces d'Harpacticides commensaux ou parasites, encore que Humes ait amplement contribué à notre connaissance de ces formes. La présente espèce toutefois était connue depuis très longtemps comme commensale de *Pagurus bernhardus* sur les côtes atlantiques de l'Europe. Surtout, elle a été signalée par Thompson & A. Scott (1903) de Ceylan, et par A. Scott (1909) de la Nouvelle-Guinée, d'ailleurs sans précisions sur son hôte.

A ma connaissance *S. paguri*, quoique largement répandu, n'avait jamais été cité de la Méditerranée. Je crois donc qu'il est nouveau pour cette région; l'hôte aussi est nouveau. Quatre ou cinq autres espèces de Pagures examinées à Banyuls ont pas donné de *Sunaristes*.

***Sacodiscus humesi* n. sp. (Fig. 1 et 2)**

Matériel: 2 ♀. Dans le résidu des lavages au formol 1 % d'*Holothuria bulbosa* Gm., récolté en plongée dans la Baie de Banyuls, par 1 à 4 mètres de profondeur, dans des champs de *Posidonia*. 30 juin 1956. (Z.M.A. Co. 100.586).

Description: Longueur totale, sans soies furcales, des 2 femelles examinées: 0,73 et 0,80 mm. L'espèce est si proche de *Sacodiscus fasciatus* (Norman), comme crit par G. O. Sars, 1905, qu'il suffira d'exposer les points de différence.

Le céphalothorax et le métasome (fig. 1a) sont plus large encore que dans *fasciatus*. Les plaques épimérales du 3^{me} segment du métasome, très pointues, atteignent le niveau de la marge postérieure du segment génital.

Antenne antérieure comme dans l'autre espèce. L'antenne postérieure (fig. 2d) possède un exopodite nettement 2-articulé; 2 soies latérales se trouvent sur le premier article, 2 autres dans la moitié basale du 2^{me} article; le bord latéral de la moitié distale de cet article étant inerme. La *pars molaris* (fig. 2b) de la mandibule formée de 2 lobes masticatoires, au lieu d'un seul dans *fasciatus*. L'épipodite de la maxille antérieure est comparable à celui de *fasciatus*, l'arthropodite ne montre pas non plus de grandes différences: le coxa, le basis et la rame au contraire (fig. 1c) portent des griffes courbes, pourvues de forts dents dans leur partie distale. Ces griffes se présentent sous la forme de soies glabres dans *S. fasciatus*. La maxille postérieure (fig. 2a) avec 2 pièces terminales, la plus longue en forme de griffe à bord intérieur serrulé, l'autre en forme de languette couverte de poils aiguës; dans *fasciatus* ces 2 pièces terminales ont la forme d'une soie velue.

Le maxillipède (fig. 1b) ne diffère pas autant de l'appendice correspondant de l'autre espèce.

La première patte est presque identique à celle de *fasciatus*; cependant, le 2^e article de l'exopodite (fig. 1d) est sensiblement plus long par rapport à sa largeur. La 5^e patte (fig. 2c) est comparable à celle de *fasciatus*, mais avec le prolongement

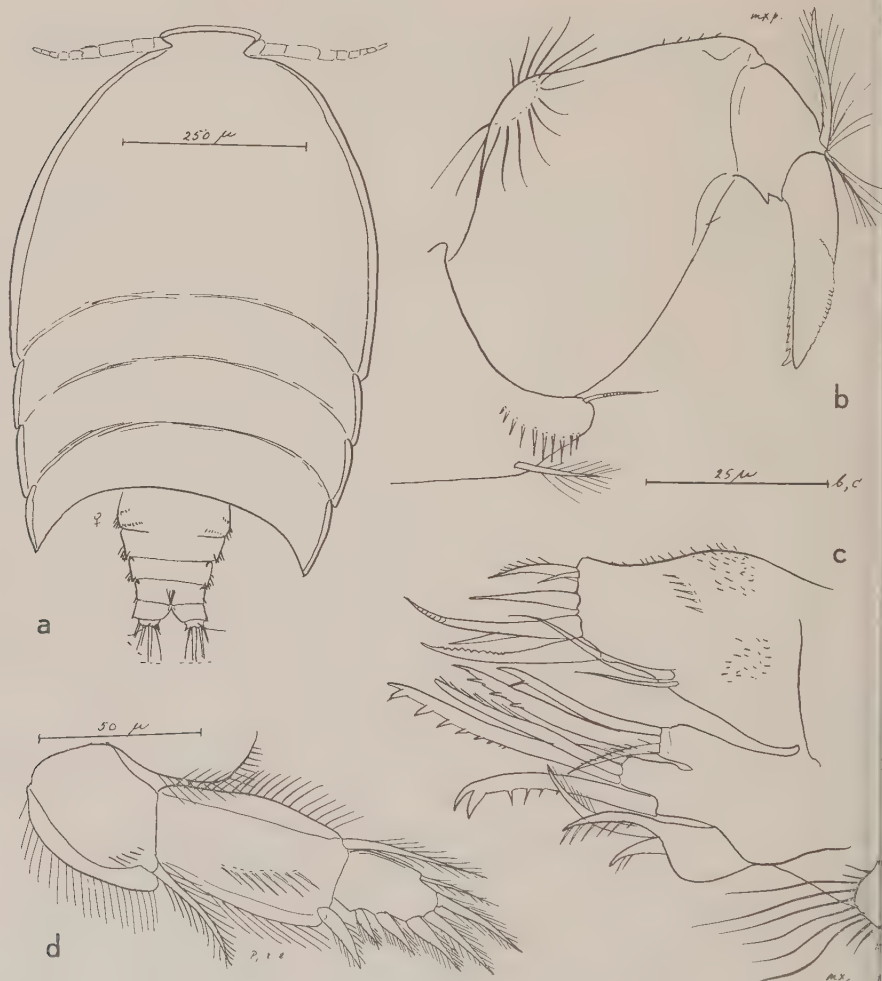


Fig. 1. *Sacodiscus humesi* n. sp. (♀). a, corps, vue dorsale; b, maxillipède; c, maxille antérieure; d, rame externe de la première patte.

ment latéral de l'article basal plus accusé; l'article distal ne porte qu'une rangée d'épines à sa surface. Les autres pattes thoraciques ne diffèrent pas sensiblement des pattes correspondantes illustrées par Sars.

Remarques: Quoique très proche de *Sacodiscus fasciatus*, espèce connue seulement de l'Atlantique européen, les présents exemplaires méditerranéennes présentent des différences notables dans le développement des plaques épimérales,

surtout dans les antennes postérieures (qui ont un exopodite nettement 2-articulé, au lieu d'uniarticulé) et certaines pièces buccales.

La nouvelle espèce se rapproche également de *S. ovalis* (Wilson), redécrite récemment par Humes, 1960, surtout par la structure de ses pièces buccales, mais elle en diffère cependant par son thorax beaucoup plus élargi, de même que par certains détails dans les appendices, avant tout dans la 5ème patte. Chez *ovalis* le segment basal de la 5ème patte porte, à son bord externe, une ciliation dense, qui manque complètement chez *humesi*. Le segment distal est plus allongé chez

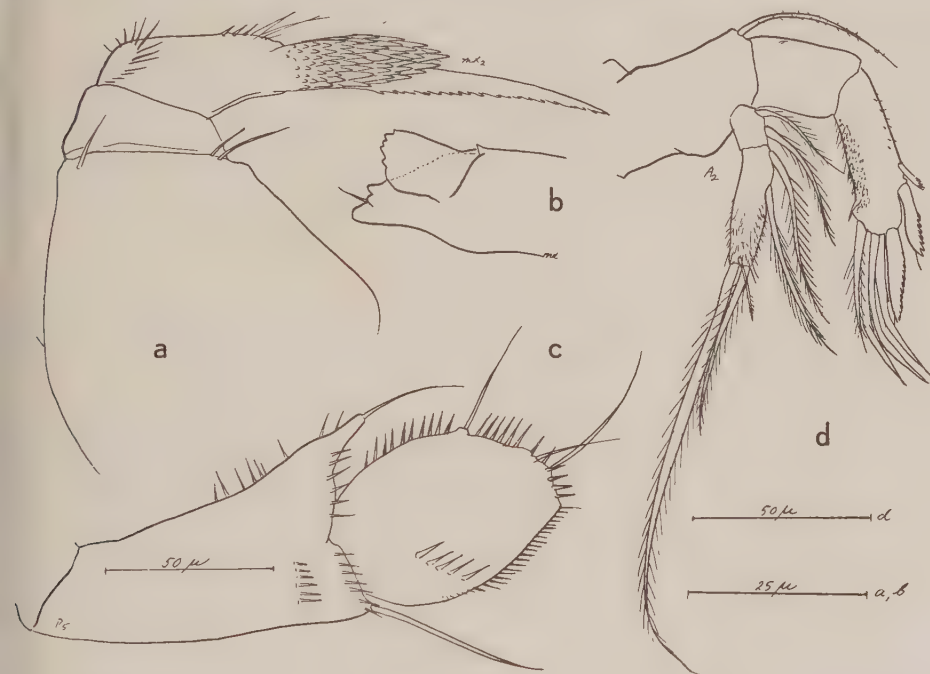


Fig. 2. *Sacodiscus humesi* n. sp. (♀). a, maxille postérieure; b, mandibule; c, 5e patte; d, antenne postérieure.

ovalis que chez *humesi*. Chez *ovalis* ce segment porte environ 7 spicules distales, qui sont beaucoup plus fortes que les petites spinules externes et internes. Chez *humesi* au contraire, il y a environ 12 spinules distales, qui ont sensiblement mêmes dimensions que les spinules internes, quoiqu'elles soient plus robustes que les spinules externes. Enfin, la soie termino-latérale du segment distal de la 5ème patte est beaucoup plus développée chez *ovalis* que chez *humesi*.

D'autres recherches seront nécessaires pour déterminer si la relation entre les Iolothuries et ce Copépode est la règle ou s'il s'agissait plutôt d'une association accidentelle.

J'ai l'honneur et le plaisir de dédier cette espèce au Dr. A. G. Humes, de Boston (États-Unis), qui a apporté une importante contribution à l'étude des Hapracticides bmmensaux.

*B. Cyclopoida***3. *Asterocheres parvus* Giesbrecht**

Matériel examiné: 1 ♀, dans l'eau de lavage d'une Éponge, *Spongia fragilis* (Schmidt) var. *ramosa*, draguée au large de Cap Béar, par 30 m de profondeur. 16 juin 1959. (Z.M.A. Co. 100.572).

Remarques: Je n'ai trouvé qu'une seule femelle, mesurant 0,65 mm de longueur, qui concorde parfaitement avec les descriptions détaillées de Giesbrecht, 1899 et de Sars, 1915, à la seule exception de la spinulation de l'abdomen. Le présent exemplaire montre des rangées de toutes petites spinules au bord postérieur des somites abdominaux 1 (le segment génital), 2 et 3 (le segment anal). Ces spinules font défaut sur les planches de Giesbrecht et Sars, mais vu leur observation difficile, elles ont vraisemblablement été négligées par les auteurs anciens.

Espèce répandue dans les mers européennes: signalée de Naples (Giesbrecht, 1899), de Sardaigne (Brian, 1923), de la Manche (Canu, 1898), des côtes de Norvège (Sars, 1915).

4. *Asterocheres echinicola* (Norman)

Matériel examiné: 3 ♀, 2 ♂, dans l'eau de lavage d'une Éponge (? *Cliona* spec.), chalutée au large de Banyuls, par 90 m de profondeur. 2 octobre 1958. Z.M.A. Co. 100.565.

Remarques: Le présent matériel correspond aux données de Giesbrecht (1899) et montre par exemple la 5ème patte de forme typique, l'urosome densément couvert d'épines, le siphon buccal de longueur typique, et la taille normale (♀: 0,78 mm). D'autre part, la longueur des branches furcales semble quelque peu variable: les rames sont parfois légèrement plus longues que le segment anal, parfois légèrement plus courtes. Elles sont à peu près deux fois plus longues que larges.

5. *Asterocheres violaceus* (Claus)

Espèce répandue, très abondante sur le littoral de Banyuls, où elle est un ectoparasite presque constant de l'Oursin *Paracentrotus lividus* (Lam.). Sur *Arbacia lixula* (L.), l'autre Oursin commun du littoral, le parasite ne se trouve qu'exceptionnellement.

Arbacia est d'ailleurs un hôte nouveau pour *Asterocheres violaceus*.

6. *Asterocheres complexus* n. sp. (Fig. 3a-e)

Syn.: *Asterocheres boeckii*, Giesbrecht, 1899, non Brady; *Ascomyzon latum*, Sars, 1915 (part.).

Matériel examiné: 2 ♀, 1 copépodite, dans l'eau de lavage d'une Éponge, *Spongia fragilis* (Schmidt) var. *ramosa*, draguée au large de Cap Béar, par 30 m de profondeur. 16 juin 1959. Z.M.A. Co. 100.571.

Remarques: Cette espèce a déjà été décrite par Giesbrecht en 1899 dans sa importante monographie des Asterocheridae, mais il a appliqué, comme Sars, 1915, p. 91, l'a constaté à juste titre, à ses exemplaires le nom erroné d'*Asterochere*.

boeckii. Sars, après la description détaillée du vrai *boeckii*, a cru pouvoir identifier l'espèce de Giesbrecht à une autre espèce nordique, *A. latum* (Brady). Nous croyons, après une comparaison minutieuse des exemplaires récemment recoltés à Banyuls aux planches magnifiques d'*Asterocheres boeckii* et d'*A. latum* dans le

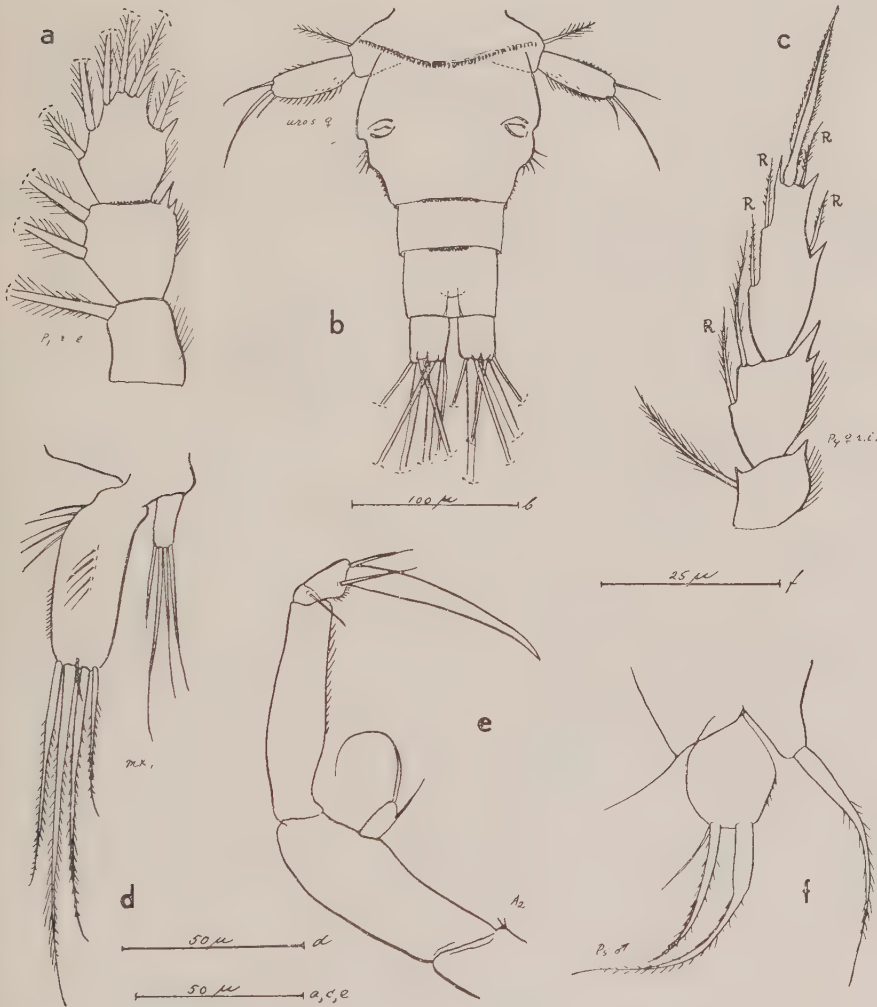


Fig. 3a-e. *Asterocheres complexus* n. sp. (♀); 3f, *Asterocheres* spec. (♂). a, première patte, rame externe; b, urosome; c, quatrième patte, rame interne (R = soies à longueur réduite); d, maxille antérieure; e, antenne postérieure; f, cinquième patte.

travail de Sars, que le matériel méditerranéen n'appartient ni à *boeckii*, ni à *latum*, mais à une espèce non décrite, voisine des espèces nordiques mais non identique.

Dans le tableau suivant, les différences entre ces trois espèces voisines et confondues sont énumérées:

	<i>complexus</i>	<i>boeckii</i>	<i>latum</i>
segment génital	la plus grande largeur vers le milieu du segment	la plus grande largeur au tiers du segment	comme <i>boeckii</i>
segment 3 du métasome	très élargi, formant des expansions latérales très importantes.	non élargi, arrondi	comme <i>complexus</i>
rames caudales	plus larges que longues, plus courtes que le segment anal	aussi larges que longues, plus courtes que le segment anal.	2 fois plus larges que longues, aussi longues que le segment anal
segment génital et 2ème segment abdominal	avec une rangée de petites épines sur ses bords postérieurs	bord postérieur glabre	comme <i>complexus</i>
maxille antérieure, rame interne	± 3 fois plus longue que large, robuste	4 à 5 fois plus longue que large, svelte	comme <i>boeckii</i>
P 1, 3ème article de l'endopodite	± 1 fois $\frac{1}{2}$ plus long que large	± 2 fois plus long que large	presque 2 fois plus long que large
processus spiniformes des endopodites	très développés	médiocrement développés	comme <i>boeckii</i>
P 5	à 3 soies terminales	à 2 soies terminales	comme <i>boeckii</i>
Longueur de la ♀ adulte	0,60 — 0,65 mm	0,90 mm	0,80 mm

Les différences qui viennent d'être énumérées semblent amplement suffisantes pour la distinction de la forme méditerranéenne. Je propose d'appeler cette espèce avec sa synonymie complexe, *Asterocheres complexus* n. sp.

Une description assez détaillée en a été donnée par Giesbrecht, 1899, sous le nom erroné d'*A. boeckii*, à laquelle j'ai peu à ajouter. J'insère ici quelques figures (fig. 3) pour montrer des détails typiques d'*A. complexus*. Il suffira de remarquer que les autres appendices de l'espèce nouvelle, ses A 1, mx 2, mxp, et les exopodites des P 1, P 2, P 3 et P 4 concordent parfaitement avec ceux illustrés par Sars pour *A. latum*.

7. *Asterocheres mucronipes* n. sp. (Fig. 4 et 5)

Matériel examiné: 4 ♀ associées à un Gorgoniaire, *Eunicella verrucosa* (Pall.), dragué par 30 m de profondeur au large de Cap Béar. 17 juin 1953. Z.M.A. Co. 100.570.

Description: ♀. Longueur totale (soies furcales exclues) de 3 femelles: 551, 585 et 589 μ . Prosome très élargi, de forme subcirculaire. Premier segment porteur de pattes non séparé du céphalosome. Le segment portant les P 4 est brusquement beaucoup moins large que les précédents. Ce segment est presque complètement couvert dorsalement par le métamère correspondant aux P 3, laissant qu'une petite partie du segment visible. Le segment des P 5 est également

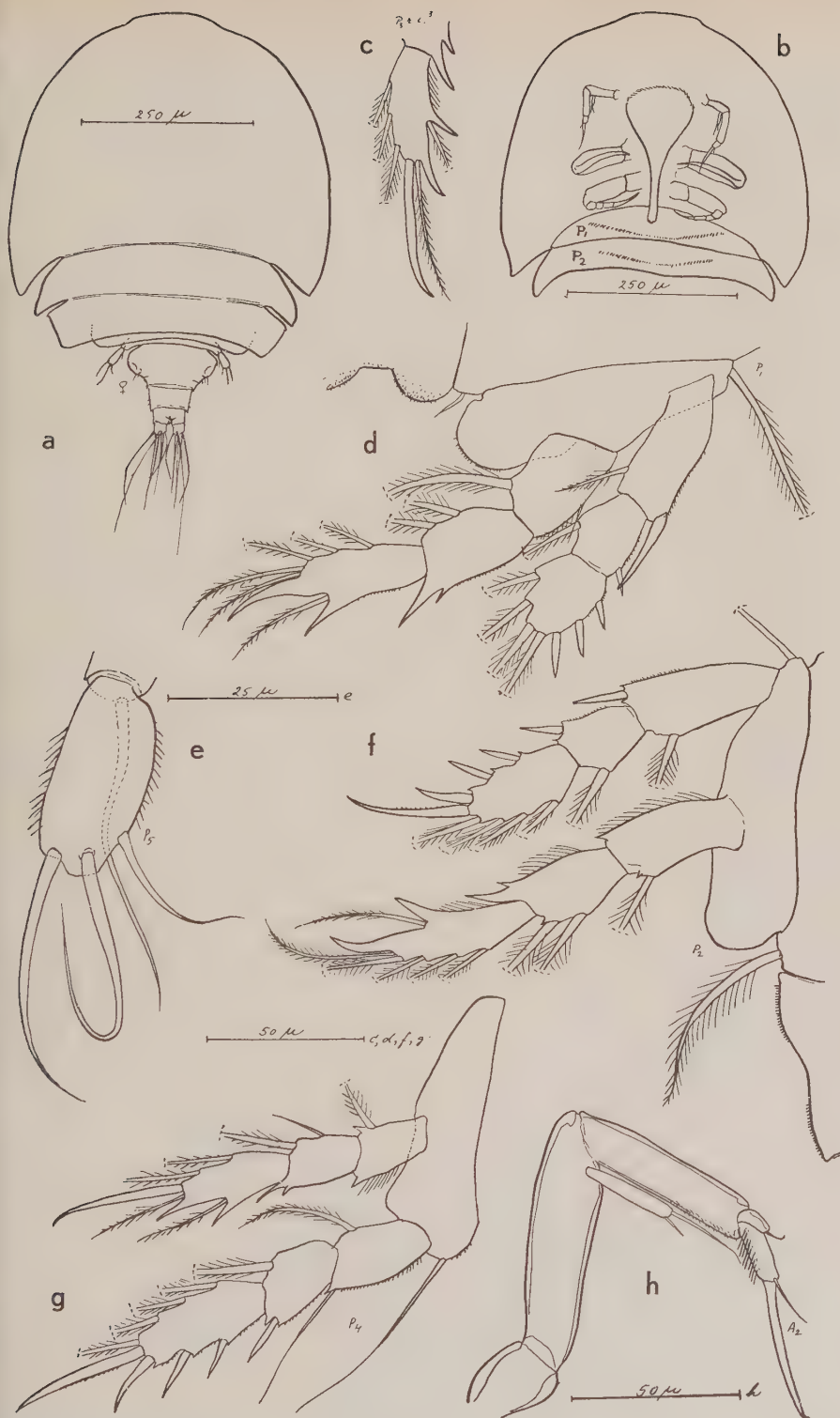


Fig. 4. *Asterocheres mucronipes* n. sp. (♀). a, corps, vue dorsale; b, partie antérieure du métasome, vue ventrale; c, troisième patte, article distal de l'endopodite; d, première patte; e, cinquième patte; f, deuxième patte; g, quatrième patte; h, antenne postérieure.

couvert dorsalement, pour la plus grande partie, par le segment des P 4. Le segment génital est, dans sa partie antérieure, presque aussi large que le segment des P 5 mais il se rétrécit graduellement dans sa partie postérieure. Il porte, au niveau

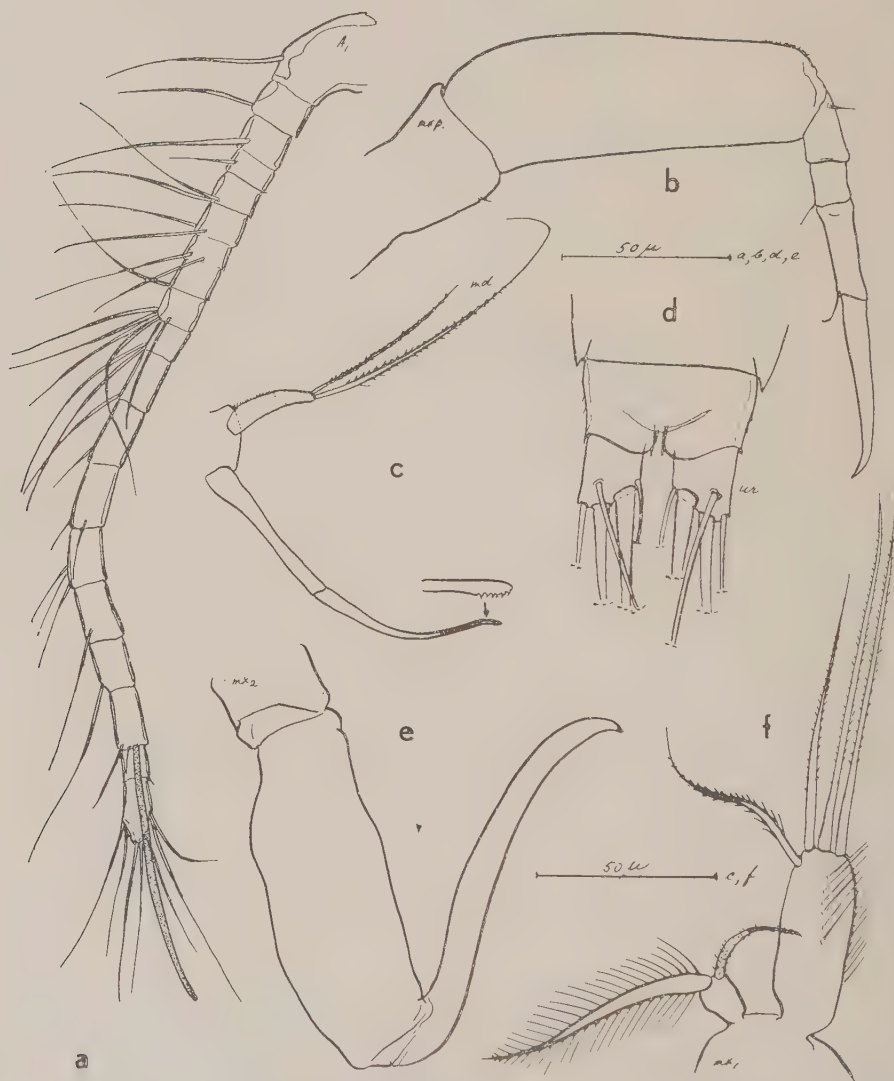


Fig. 5. *Asterocheres mucronipes* n. sp. (♀). a, antenne antérieure; b, maxillipède; c, mandibule; d, segment anal et rames furcales; e, maxille postérieure; f, maxille antérieure.

des orifices génitaux, 2 ou 3 spinules latérales. Un petit nombre d'épines écaillées, difficilement visibles, se trouvent sur les segments abdominaux. Entre le segment génital et les rames caudales se trouvent le 2^e segment abdominal et le segment anal, le dernier mesurant environ les 2/3 de la longueur du premier. Rames caudales (fig. 5d) de forme trapézoïdale, leur bord externe étant presque

ois plus longue que leur bord interne. Le bord externe est un peu plus court que celui du segment anal.

Antennes antérieures 19-articulées (fig. 5a). La partie basale, composée de 9 articles, est assez grêle, mais sans particularités pour le reste. La partie terminale est composée de 10 segments, dont le 8ème porte un aesthète. L'article terminal consiste apparemment en deux articles fusionnés, ne laissant aucun trace de segmentation visible.

Antennes postérieures (fig. 4h) assez grêles. La rame externe, uniarticulée, atteint presque la moitié de la longueur du 3ème article de la rame principale; elle porte 2 soies très inégales. L'article distal de la rame principale armé, à son bord externe, d'une rangée de cils; distalement, cet article porte une épine longue en forme de griffe et une soie.

Le siphon buccal est parfaitement tubiforme dans sa partie distale. Il atteint presque, au delà de l'insertion des maxillipèdes, la base des premières pattes thoraciques (fig. 4b).

La mandibule en forme de stylet (fig. 5c) est remarquable par l'articulation qu'elle présente un peu avant la moitié de sa longueur. La partie basale, droite et inflexible, s'articule nettement avec la partie distale, flexible, qui porte quelques lenticulations à son extrémité. Le palpe mandibulaire est fondamentalement 2-articulé, mais la ligne articulaire est peu distincte; il porte 2 soies barbelées distales, la longueur très inégale.

La maxille antérieure (fig. 5f) consiste en deux rames uniarticulées. La rame interne est 2 fois $\frac{1}{2}$ environ plus longue que large; elle porte 4 soies barbelées terminales, une rangée de petites soies dorsale et une rangée de cils médiale. La rame externe, en forme de bouton, atteint à peine $\frac{1}{4}$ de la longueur de la rame interne. Elle porte 2 soies terminales, dont la plus courte n'est presque pas barbelée (elle est plutôt granuleuse), tandis que la plus longue, d'un aspect très gonflé, porte une ornementation vraiment plumeuse.

Les maxilles postérieures (fig. 5e) sans particularités, ainsi que les maxillipèdes (fig. 5b).

Pattes thoraciques fondamentalement construites sur le plan typique du genre *Asterocheres*. Cependant elles présentent un aspect assez remarquable par l'atténuation exagérée des processus spiniformes des endopodites des pattes 1 à 4. Les P 4 offrent en outre deux détails morphologiques très intéressants: l'article basal de l'exopodite ne porte pas, à sa marge externe, une épine, mais une soie grêle, non volumineuse, tandis que le deuxième article de l'endopodite porte, à sa marge interne, 2 soies, dont la distale, comme d'habitude, est barbelée, mais la proximale est rudimentaire, courte et glabre. Les figures 4 d, f et g et le tableau suivant (épines en chiffres romains, soies en chiffres arabes) rendent compte de l'ornementation des pattes thoraciques 1 à 4:

P 1	r.e.	I-1;	I-1;	III-4
	r.i.	0-1;	0-2;	0-6

P 2	r.e.	I-1;	I-1;	IV-4
	r.i.	0-1;	0-2;	0-6
P 3	r.e.	I-1;	I-1;	IV-4
	r.i.	0-1;	0-2;	2-I-3
P 4	r.e.	1-1;	I-1;	IV-4
	r.i.	0-1;	0-1 (+ 1);	2-I-2.

Les P 5, dont l'article basal est complètement fusionné avec le segment thoracique qui le porte, n'étant représenté que par une seule longue soie, sont formés d'un unique article elliptique, frangé de cils sur ses marges externe et interne et portant 3 soies: 2 terminales qui ont sensiblement la même longueur, et une médiane qui est égale aux $2/3$ de la longueur des soies terminales.

♂ inconnu.

Remarques: Cette espèce, qui par son prosome élargi, se rapproche d'*Asterocheres lilljeborgi* Boeck (= *Ascomyzon asterocheres* Sars) et d'*A. ovalis* Sewell, présente dans ses appendices quelques particularités, dont la valeur est incontestablement spécifique, et peut-être même générique. Je considère l'élancement des processus spiniformes sur les endopodites des pattes 1 à 4 comme un caractère de valeur spécifique, de même que la formule chétotaxique aberrante des P 5. Aucune autre espèce d'*Asterocheres* avec des processus spiniformes aussi élanés n'est connue, sauf le sexe mâle d'*A. stimulans* Giesbr. Par contre, la biarticulation du stylet mandibulaire, également unique dans le genre *Asterocheres*, et la présence, sur la rame externe des maxilles, de 2 soies seulement (au lieu de 4), dont une d'un aspect gonflé, sont des caractères d'une haute valeur taxonomique. Cependant, un état intermédiaire entre la maxille de l'espèce nouvelle et la forme typique du genre *Asterocheres* est montré par *A. canui* Giesbrecht, où, il est vrai, la rame externe maxillaire possède le nombre normal de 4 soies terminales, mais où l'une de ces soies est, comme dans *A. mucronipes*, d'un aspect très gonflé. Voilà pourquoi je juge utile pour l'instant d'attribuer la nouvelle espèce, en dépit de certains caractères aberrants, au genre *Asterocheres*.

8. *Asterocheres* spec. (Fig. 3f)

Matériel: 1 ♂, trouvé sur *Tethya aurantia* (Pall.), une Éponge chalutée large de la côte entre Banyuls et Cerbère, par 50-95 m de profondeur. 9 octobre 1959. Z.M.A. Co. 100.573.

Remarques: Cet exemplaire, à rames furcales aussi longues que larges, distingue par ses P 5, courtes et circulaires (fig. 3f), de toutes les autres espèces du genre. En l'absence d'autres caractères remarquables et également faute de femelle dans nos collections, je préfère pour l'instant simplement mentionner ce petit spécimen (dont la longueur totale n'excède pas 0,37 mm) au lieu d'en faire une espèce nouvelle.

9. *Leptomyzon* spec.

Trois exemplaires d'un *Leptomyzon* très petit, qui reste pour le moment indéterminé.

miné, ont été trouvés ectoparasites d'*Ophioderma longicauda* Koehler, Ophiure qui abonde sous les pierres à quelques mètres de profondeur au Troc à Banyuls.

Le Copépode semble rare: après la première trouvaille plus ou moins fortuite de 2 exemplaires en juin 1959, je n'ai pu me procurer, en examinant des dizaines d'Ophiures, qu'un seul parasite additionnel (Z.M.A. Co. 100.563-564).

0. *Collocheres gracilicauda* (Brady)

Matériel examiné: Plusieurs exemplaires, ectoparasites d'*Ophiobrix fragilis* (Abildg.). Le Troc, Banyuls, $\pm$ 3 m de profondeur. 29 septembre 1959. Z.M.A. Co. 100.541.

Plusieurs exemplaires, ectoparasites d'*Ophiobrix quinquemaculata* (D.Ch.), chalutés au large de Collioure, par 65 m de profondeur, 12 octobre 1959. Z.M.A. Co. 100.558.

Remarques: Cette espèce, souvent trouvée à l'état libre parmi le matériel dragué, n'a été signalée qu'une fois sur son hôte: Rosoll, 1889, la signale sous le nom d'*Ascomyzon comatulae*, d'*Antedon mediterranea*. Malgré les recherches systématiques entreprises par Rosoll lui-même et plusieurs autres, on n'a jamais pu retrouver cette espèce sur *Antedon*, il s'agissait donc probablement d'une trouvaille accidentelle, isolée.

A Banyuls, au contraire, c'est un parasite à peu près constant et abondant d'*Ophiobrix fragilis*, récolté au Troc. Elle est beaucoup moins abondante, ou même rare, sur une Ophiure voisine, *O. quinquemaculata*, qui abonde dans certains chalutages effectués sur les fonds au N.E. de Port Vendres.

Collocheres gracilicauda a été retrouvé sur son hôte typique, *Ophiobrix fragilis*, par M. Ch. Bocquet et moi, pendant nos recherches à Roscoff et, toujours sur le même hôte, sur les côtes de Northumberland par M. R. Hamond (dates non publiées).

1. *Acontiophorus scutatus* (Brady & Robertson)

Matériel examiné: 1 ♀, dans l'eau de lavage d'une Éponge, *Spongelia fragilis* (Schmidt) var. *ramosa*, draguée au large de Cap Béar, par 30 m de profondeur. 16 juin 1959. Z.M.A. Co. 100.587.

Remarque: Espèce répandue sur les côtes atlantiques et méditerranéennes de l'Europe.

2. *Micropontius ovioides* Gooding

ovioides Gooding, 1957, p. 198, fig. 1-3.

Matériel examiné: Nombreux exemplaires sur une espèce d'Échinide régulier, *Spatangus purpureus* O.F.M., chalutée au large de Cap Béar, par 25 m de profondeur. 18 juin 1959. Z.M.A. Co. 100.518.

Remarques: Ce Copépode remarquable n'était que connu de la région de Plymouth, d'où il fut récemment décrit par Gooding. Il est très abondant à Banyuls, ectoparasite du même hôte que dans l'Atlantique.

Genre *Dinopontius* nov.

Cyclopoides siphonostomes dont le rattachement à une famille décrite m'est difficile, à cause surtout de leurs antennes postérieures et de leurs maxilles postérieures extra-ordinaires.

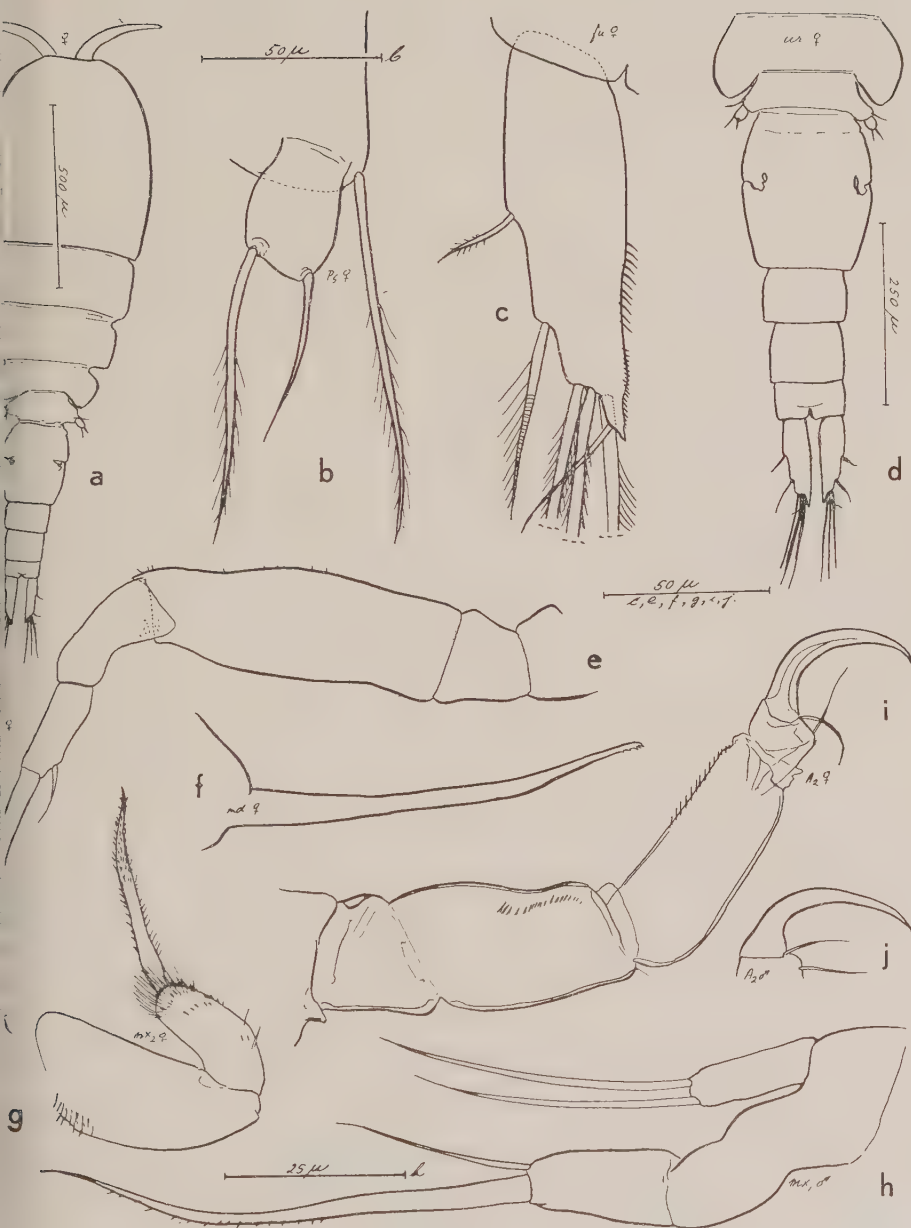
Corps non élargi. Urosome composé de 5 (♀) ou 6 (♂) somites. Rames furcales mucronées à l'extrémité du côté intérieur. Antenne antérieure avec une articulation imprécise dans sa partie basale, probablement 9- (♀) ou 10- (♂) articulée, et, dans sa partie distale, 3- (♀) ou 5- (♂) articulée, le dernier (♀) ou le penultième (♂) article portant une soie sensorielle en asque (aesthète). Antenne postérieure articulée, avec une forte griffe terminale courbe, mais sans exopodite. Cône oculaire bien développé. Mandibule en forme de stylet, denticulée à l'extrémité distale sans palpe mandibulaire. Maxille antérieure biramée; la rame interne, la plus forte, avec une soie extraordinairement développée et une soie courte; la rame externe avec deux soies normales. La maxille postérieure contraste avec l'appendice correspondant de tous les autres Siphonostomes par sa structure simple, non préhensile; elle consiste en 2 articles et porte distalement une forte soie flexible. Maxillipède d'un type normal. Pattes thoraciques 1 à 4 biramées, chaque rame 3-articulée et bien développée. Cinquième patte réduite à un bouton arrondi, portant 2 soies terminales.

Espèce type: *Dinopontius acuticauda* n.sp. (δεινος = extraordinaire, surprenant, singulier; ποντιος = appartenant à la mer; *acuticauda* = à queue (furca) acuminée).

13. *Dinopontius acuticauda* n. sp. (Fig. 6-8)

Matériel, hôte, types: 6 ♀, 2 ♂, dans les résidus des lavages de nombreux exemplaires d'*Anemonia sulcata* (Penn.), ramassés sur le littoral devant le Laboratoire Arago à Banyuls. 2 octobre 1959. Je n'ai jamais vu ce Copépode sur les tentacules de l'hôte, je présume donc que c'est un parasite de la cavité gastrique. Des observations exactes sur sa position dans l'hôte manquent actuellement. Une ♀ a été choisie comme holotype, un ♂ comme allotype; les autres exemplaires deviennent paratypes (Z.M.A. Co. 100.596).

Description: Longueur totale (sans soies furcales) 1,30-1,35 mm (♀) et 1,15 mm (♂). L'attitude de l'animal vivant, la femelle aussi bien que le mâle, est très caractéristique par la flexion vers le côté dorsale de tout l'urosome (fig. 7e); l'aspect de l'animal fait ainsi penser à un point d'interrogation. Corps en forme très allongée; céphalothorax le segment le plus large (fig. 6a). Le premier segment porteur de pattes fusionné avec le segment céphalique. Plaques épimérales à peine développées. Segment génital à marges latérales régulièrement courbées. Urosome de la ♀ (fig. 6d) lisse, du ♂ (fig. 7c) avec de nombreux rangées de toute petites spinules sur la face ventrale des somites 2, 3 et 4; somites 5 et 6 du ♂ lisses.



6. *Dinopontius acuticauda* n. g., n. sp. a, Femelle, vue dorsale; b, cinquième patte (♀); c, rampe furcale (♀); d, urosome (♀); e, maxillipède (♀); f, mandibule (♀); g, maxille postérieure (♀); h, maxille antérieure (♂); i, antenne postérieure (♀); j, antenne postérieure, partie distale (♂).

Rame furcale un peu plus courte que les deux derniers segments abdominaux semblés. Elle porte (fig. 6c): une soie barbelée latérale; une soie, barbelée du

côté extérieur seulement, subterminale; 2 soies normalement barbelées extérieurement, distales; 1 soie, barbelée du côté interne seulement, interno-distale; 1 soie glabre dirigée vers l'extérieur sous un angle de 50° environ, implantée sur un prolongement aigu de la rame furcale; et finalement, sur la moitié distale de sa marge intérieure, une ciliation fine.

Antenne antérieure probablement 12-articulée (♀, fig. 7b), ou 15-articulée (♂, fig. 7a).

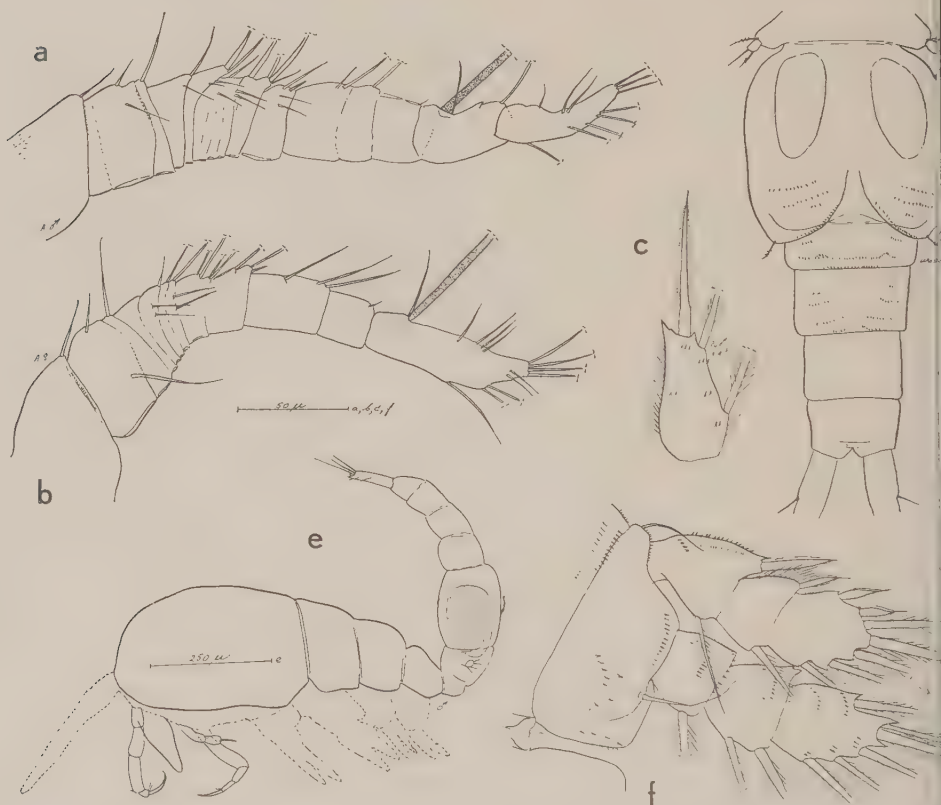


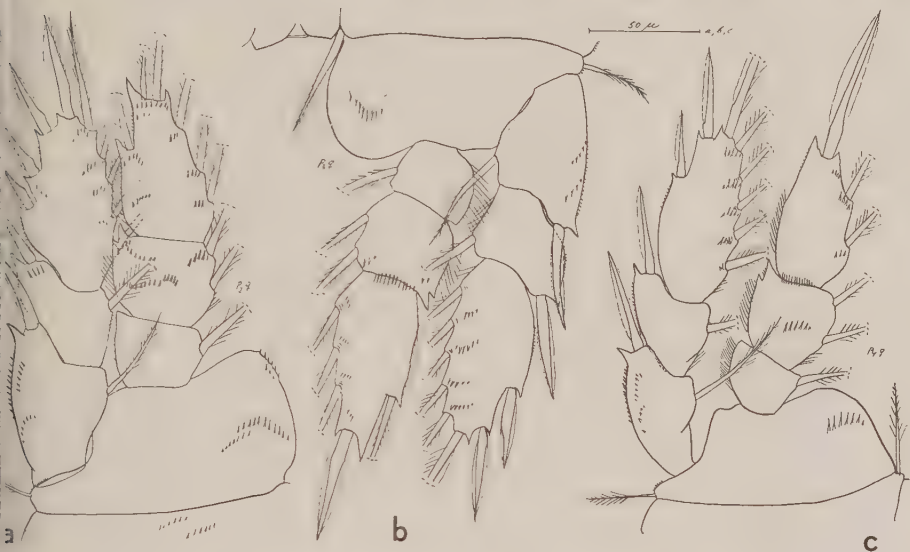
Fig. 7. *Dinopontius acuticauda* n. g., n. sp. a, antenne antérieure (♂); b, antenne antérieure (♀); c, quatrième patte, article distal de l'endopodite (♂); d, urosome (♂); e, mâle, vue latérale; f, première patte (♀).

(♂, fig. 7a), mais les articulations entre le 4ème segment et celui qui porte l'extrémité (qui est, d'après Giesbrecht, homologue du 12ème segment des *Asterocheris* primitifs) sont très peu distinctes. Un aesthète se trouve sur le dernier (♀) pénultième article (♂).

Antenne postérieure (fig. 6 i-j) 4-articulée; l'article basal court; les 2ème et 3ème allongées, chacun avec une rangée de spinules; le 4ème, carré, est très petit et porte, outre un fort crochet, 2 soies glabres. L'exopodite manque complètement.

Le cône oral, en forme de poire allongée, atteint le niveau de l'insertion des maxillipèdes. Mandibule sans palpe, en forme de stylet (fig. 6f). Maxille art.

ure (fig. 6h) avec la rame interne beaucoup plus fortement développée que rame externe; chaque rame porte 2 soies terminales; une des soies de la rame interne est extrêmement développée. Maxille postérieure (fig. 6g) 2-articulée; segment basal puissant ne porte qu'un groupe de cils dans sa partie basale; 2ème segment, sensiblement plus court que le segment basal, porte, sans parler quelques cils épars, une dense zone terminale de longs cils et une forte soie,



8. *Dinopontius acuticauda* n. g., n. sp. (♀). a, deuxième patte; b, troisième patte; c, quatrième patte.

xible, barbelée, dans une position terminale. Maxillipède (fig. 6e) préhensile, ne structure normale.

Les figures 7f, 8a, b, c et le tableau suivant rendent compte de la structure et l'armature des pattes thoraciques 1 à 4:

P 1 r.e.	I-1;	I-1;	II-5;
r.i.	0-1;	0-2;	1-2-3;
P 2 r.e.	I-1;	I-1;	III-I-5;
r.i.	0-1;	0-2;	1-2-3;
P 3 r.e.	I-1;	I-1;	II-I-5;
r.i.	0-1;	0-2;	1-I-3;
P 4 r.e.	I-1;	I-1;	II-I-5;
r.i.	0-1;	0-2;	0-I-2.

Le protopodite des P 1 et P 2 ne possède pas de soie médiane, tandis qu'une soie meuse est présente dans cette position sur les P 3 et P 4. Le basipodite des P 1 et P 4 porte une soie latérale, et, dans le P 1 seulement, une soie médiane près l'insertion de l'endopodite.

A la base de la P 5, le premier somite de l'urosome porte une soie barbelée. La P 5 ne consiste qu'en un seul segment arrondi, de petite taille, armé distalement d'une soie glabre et d'une deuxième soie, plus longue, barbelée (fig. 6).

Des différences sexuelles portent sur la taille totale, la forme du segment génital, le nombre de segments de l'urosome et sa spinulation. Les appendices, à l'exception des antennes antérieures, et du 3ème article de l'endopodite de la 2ème paire, dont la 2ème soie interne est implantée plus près de l'épine terminale chez le mâle (fig. 7d), ne montrent pas de différences sexuelles sensibles.

Remarques: Cette espèce, déjà remarquable par l'aspect mucroné des ramifications furcales, ressemble superficiellement aux Myzopontiidae. Un examen plus attentif des appendices montre cependant des différences fondamentales, par exemple chez les A 2 (préhensiles, sans exopodite) et dans les mx 2 (non préhensiles). L'ensemble de ses caractères la présente espèce, certainement représentant un genre nouveau, ne peut pas être rangée dans une famille connue. Néanmoins, la création d'une famille nouvelle, monotypique, pour la conception du genre *Dinopontius*, me semble, en l'état actuel de notre connaissance, prématurée.

14. *Cancerilla tubulata* Dalyell

Les femelles vivent en parasites d'Ophiures, surtout d'*Amphiura squarrosa*, les mâles au contraire mènent un vie libre. Un seul exemplaire mâle a été trouvé parmi des Éponges chalutées au large de Cap Béar, par 30 m de profondeur, le 17 juin 1959 (Z.M.A. Co. 100.529).

15. *Lichomolgus actiniae* D.V. (Fig. 9 et 10)

L. Actiniae Della Valle, 1880, p. 97-99, pl. V & VI, figs. 27-32.

L. Anemoniae Claus, 1889, p. 13-14, pl. III figs. 1-7.

Non *L. Actiniae* Canu, 1898 (= *Macrochiron fucicolum* Brady).

Matériel examiné: a) 1 ♀, 1 ♂. Sur *Actinia equina* L. Banyuls, littoral du Troc. 26 juin 1959. Z.M.A. Co. 100.584. b) 1 ♂. Sur les tentacules d'*Anemonia sulcata* (Penn.). Banyuls, littoral devant le Laboratoire Arago. 2 octobre 1959. Z.M.A. Co. 100.585.

Remarques: Je juge utile de donner ici une description détaillée de cette espèce peu connue. Pour cette description, et pour la préparation des figures, j'ai pu utiliser les exemplaires mentionnées ci-dessus, mais surtout un échantillon récolté en 1954 dans l'Adriatique, à Split, donc non loin de la localité typique de l'espèce décrite par Claus de Trieste sous le nom de *Lichomolgus Anemoniae*. Ces exemplaires adriatiques avaient été trouvés, comme le matériel de Claus, sur les tentacules d'*Anemonia sulcata*.

Une comparaison minutieuse de la description de *Lichomolgus actiniae* D.V. (décrit de Naples, hôte *Actinia concentrica* var. *viridis*) avec celle de *L. anemoniae* Claus, et un examen attentif du matériel provenant d'*Anemonia sulcata* d'une part, et d'*Actinia equina* d'autre part, m'a conduit à l'opinion que les *Lichomolgus* parasites des *Actinia* et des *Anemonia* méditerranéennes sont identiques.

Description: ♀. Segment céphalique fusionné avec le premier segment

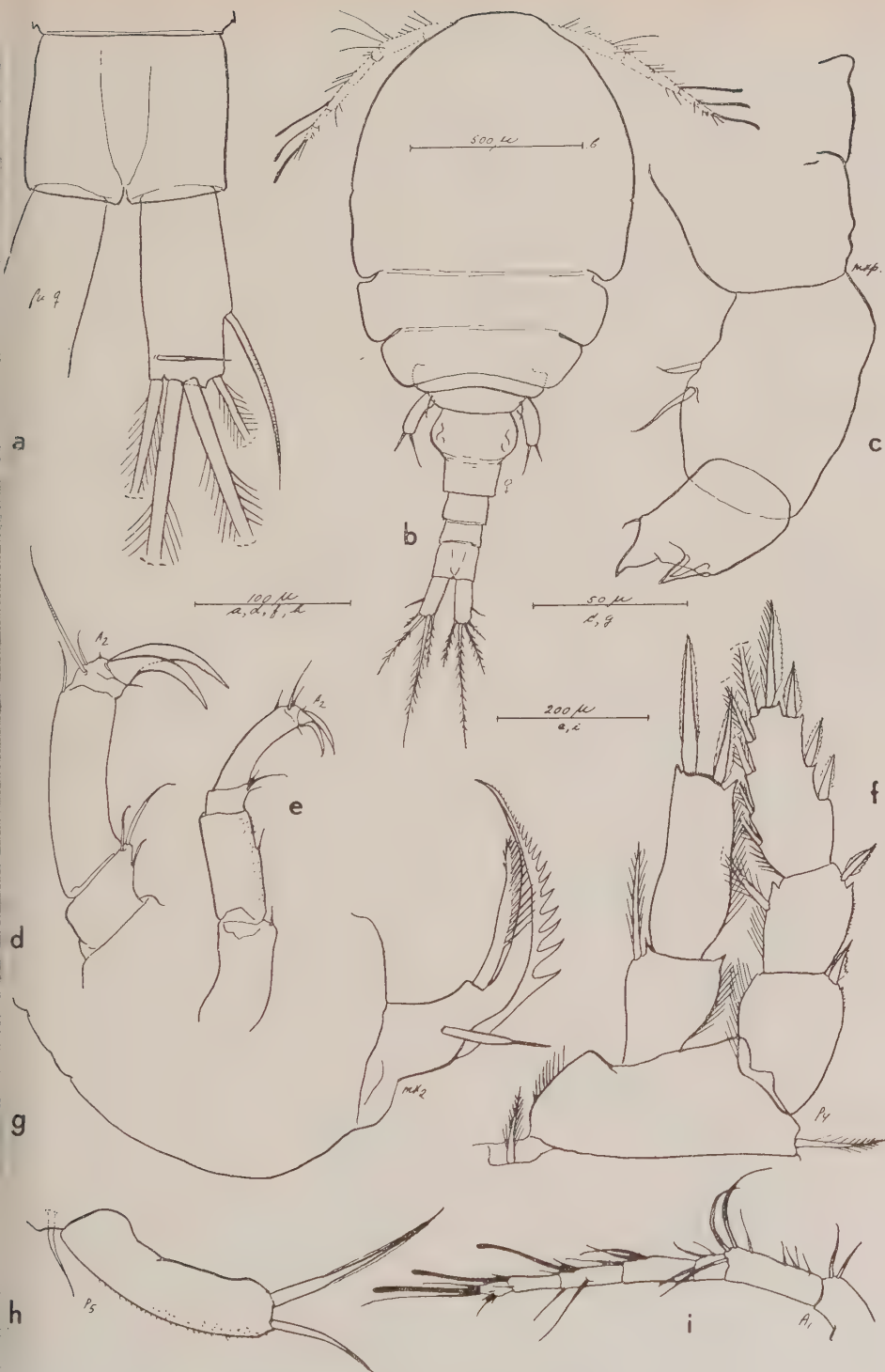


Fig. 9. *Lichomolgus actinae* D.V. (♀). a, segment anal et rames caudales; b, corps, vue dorsale; c, axillipède; d, antenne postérieure, partie distale; e, antenne postérieure; f, quatrième patte; g, maxille postérieure; h, cinquième patte; i, antenne antérieure.

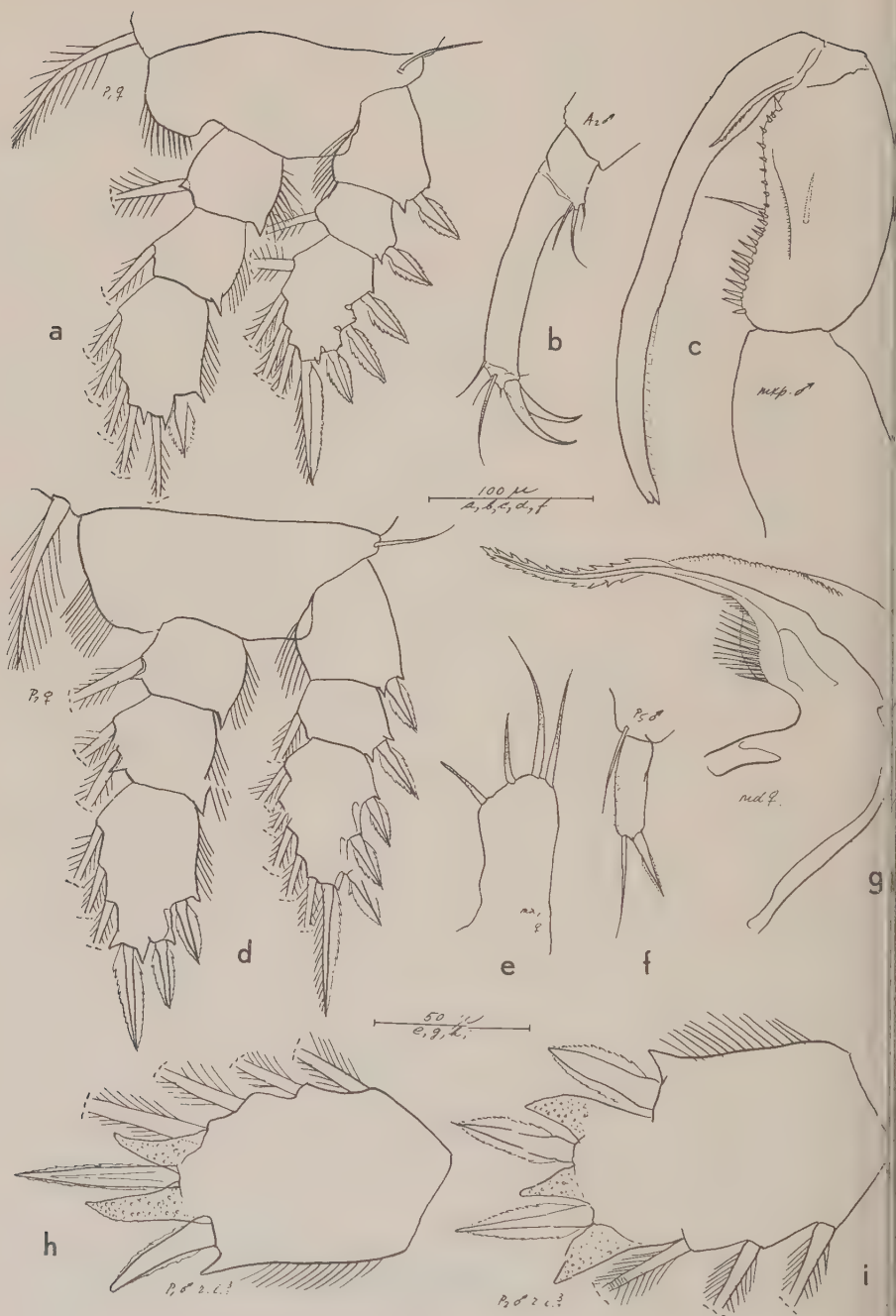


Fig. 10. *Lichomolgus actiniaie* D.V. a, première patte (♀); b, antenne postérieure, partie distale (♂); c, maxillipède (♂); d, deuxième patte (♀); e, maxille antérieure (♀); f, cinquième patte (♂); g, mandibule (♀); h, première patte, article distal de l'endopodite (♂); i, deuxième patte, article distal de l'endopodite (♂).

rique; la limite entre ces deux segments indiquée par une échancrure peu marquée sur la marge latérale du céphalothorax.

Une expansion postérieure du 3ème segment porteur de pattes (2ème segment du métasome) couvre dorsalement la moitié antérieure du 3ème segment du métasome. Segment génital élargi dans sa moitié antérieure (fig. 9b). Urosome 5-segmenté, sans aucune spinulation, sauf les rudiments des P 6 sur le segment génital. Branches furcales à peine plus longues que le segment anal; elles portent des soies, dont les 4 terminales sont barbelées; leur position est montrée dans la fig. 9a.

Antennes antérieures assez grêles; en dehors des soies normales, montrées dans la fig. 9 i, les 5ème, 6ème et 7ème articles portent chacun une soie sensorielle en plus (aesthète).

Antennes postérieures (fig. 6d, e) 4-articulées; 4ème article terminé par 2 griffes fortes, courbes, sensiblement de même longueur.

Levres supérieures profondément échancrées. Mandibules (fig. 10g) de forme caractéristique; leur partie basilaire glabre passe par un rétrécissement dans la partie terminale, dont la moitié terminale en fouet est denticulée sur ses deux marges, tandis que la moitié proximale, très élargie, porte une armature plus complexe; cette armature consiste sur le côté latéral en longues spinules en aiguilles, sur le côté médial en 2 crêtes séparées, denticulées, implantées sur une zone membraneuse commune. La crête proximale était considérée comme appendice particulier (palpe mandibulaire) par Della Valle (mais n'en est pas un en réalité).

Maxille antérieure (fig. 10e), un simple lobe, armée de 4 soies. Maxille postérieure (fig. 9g) sans caractères particuliers.

Maxillipèdes 3-articulés; le 2ème article porte 2 soies robustes; le 3ème article, triangulaire, se prolonge en 2 processus spiniformes, qui forment une structure pseudochélate (fig. 9c).

Les figures 9f, 10 a et d et le tableau suivant rendent compte de la structure et de la chétotaxie des pattes 1 à 4:

P 1 r.e.	I-0;	I-1;	III-I-4
r.i.	0-1;	0-1;	I-5
P 2 r.e.	I-0;	I-1;	III-I-5
r.i.	0-1;	0-2;	III-3
P 3 r.e.	I-0;	I-1;	III-I-5
r.i.	0-1;	0-2;	III-2
P 4 r.e.	I-0;	I-1;	III-I-5
r.i.	0-1;	II-0.	

La 5ème patte, biarticulée, courte, à peu près 4 fois plus longue que large, porte 2 soies ou épines terminales de longueur inégale, et une pubescence éparses sur sa marge latérale (fig. 9h).

Céphalothorax et métasome moins élargis. Urosome 6-segmenté. Segment anal avec les différences sexuelles habituelles. Maxillipèdes (fig. 10c) forte-

ment préhensiles; une soie curieuse, denticulée sur son bord intérieur, se trouve à la base de la forte griffe.

Contrairement aux assertions de Della Valle qui nous assure (1881, p. 99) que, à l'exception de dimensions, forme du segment génital et structure du maxillipède, „gli altri organi esterni sono assolutamente eguali a quelli della femmina”, il y a des différences sexuelles secondaires dans les A 1, les P 1, les P 2 et les P 5.

Antenne antérieure avec une ornementation de soies en asque plus riche que dans l'autre sexe: on trouve 2 acsthètes sur le 2ème, 1 sur le 4ème, 1 sur le 5ème, 1 sur le 6ème et 1 sur le 7ème article.

Des différences sexuelles secondaires très curieuses se trouvent dans l'endopodite des P 1 et P 2 (fig. 10h, i): les processus spiniformes à la base des épines terminales sont allongées et élargies, leur surface, non pas glabre, mais granuleuse. Les 2 épines terminales de l'endopodite de la P 1 ont réduit leur frange marginale, les épines correspondantes de la 2ème patte au contraire sont normalement développées.

La 5ème patte (fig. 10f) est plus petite et relativement moins allongée que chez la femelle.

V a r i a b i l i t é : La longueur totale des femelles adultes (insolite pour un Copepode cyclopoïde) est de 1,50 à 2,30 mm. En fonction du développement des ovaires, la largeur et le gonflement du céphalothorax et du métasome augmentent (Claus, qui a décrit une femelle aux ovaires très développés, considérait ce gonflement comme caractère distinctif de son *Lichomolgus anemoniae*).

La longueur du mâle est constamment 1,50 mm. Une autre structure de développement variable est la plus proximale des crêtes mandibulaires médianes, qui peut présenter des denticules plus ou moins longs. Dans la P 1 ♀, les deux processus spiniformes à la base de la soie terminale de l'endopodite sont de développement variable, sans atteindre pourtant les dimensions énormes réalisées chez les mâles.

Un mâle trouvé à Banyuls sur les tentacules d'*Anemonia sulcata* montre une antenne postérieure, dont le 3ème article est beaucoup plus allongé que normalement (cf. les figures 9e et 10b). Cependant, je n'ai pas retrouvé une A 2 similaire chez les autres exemplaires provenant du même hôte, je ne peux donc que croire qu'il s'agit ici d'une anomalie individuelle accidentelle.

16. *Lichomolgus elegantulus* n. sp. (Fig. 11 et 12)

Matériel examiné: 3 ♀, provenant du lavage de 30 *Pteria hirundo* (L.). Pélécypodes chalutés au large de Banyuls, 2 octobre 1959. Z.M.A. Co. 100.57

Description: ♀. Longueur totale (soies furcales exclues) 0,90-1,10 mm. Corps très élancé.

Premier segment porteur de pattes non séparé du céphalosome. Céphalothorax à peu près 1 fois $\frac{1}{2}$ plus long que large. Segment thoracique des P 2 presque aussi large que le précédent. Les largeurs des segments thoraciques des P 3 à P 5 croissent peu à peu. Segment génital également très élancé, plus long que sa plus grande largeur, d'une forme typique, anguleuse (fig. 11a). Une petite soie

rouve de chaque côté, derrière les orifices génitaux. Deuxième segment abdominal arrê. Troisième segment plus ou moins fusionné avec le segment anal; l'articulation qui les sépare est peu distincte et n'est certainement pas fonctionnelle. Le ème segment abdominal et le segment anal forment, combinés, un somite très

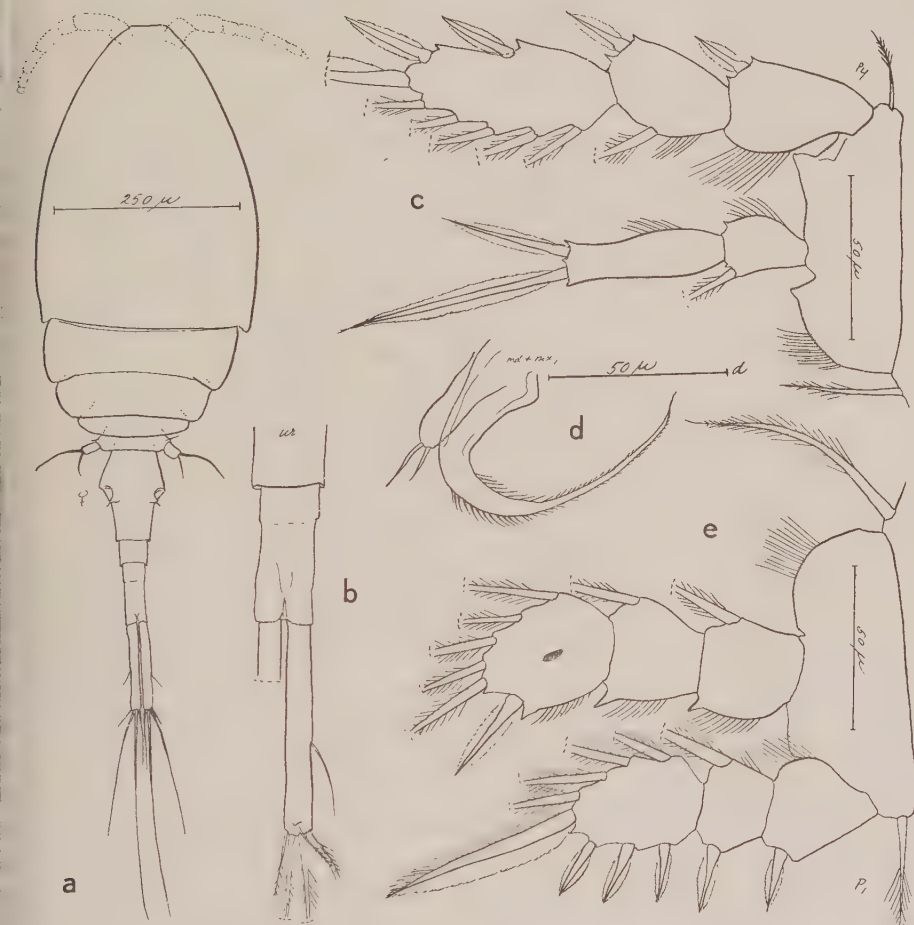


fig. 11. *Lichomolgus elegantulus* n. sp. (♀). a, corps, vue dorsale; b, segment anal et rames caudales; c, quatrième patte; d, mandibule et maxille antérieure; e, première patte.

rèle, étant 2 fois plus large que long. La marge postérieure de ce somite porte, la base des rames furcales, une rangée de très fines spinules. Rames furcales parallèles, extrêmement allongées, une peu plus longues que les somites 2, 3 et 4 de l'abdomen combinés. Au 3/5 de leur longueur, elles portent une longue soie latérale. Quatre soies terminales, plumeuses; la seconde de ces soies (en les numérotant de l'intérieur vers l'extérieur) est de beaucoup la plus longue, plus de deux fois la longueur de la branche furcale. Une soie subterminale, intérieure, se trouve à une faible distance de l'apex de la branche (fig. 11b).

Antenne antérieure courte, 7-articulée. Une soie sensorielle (aesthète) se trouve sur le 6ème article, une autre sur le 7ème (fig. 12f). Antenne postérieure (fig. 12a) 4-articulée; le 3ème article orné, à sa face interne, d'une forte soie recourbée et de 3 courtes soies simples; le 4ème article avec 3 soies subterminales externes

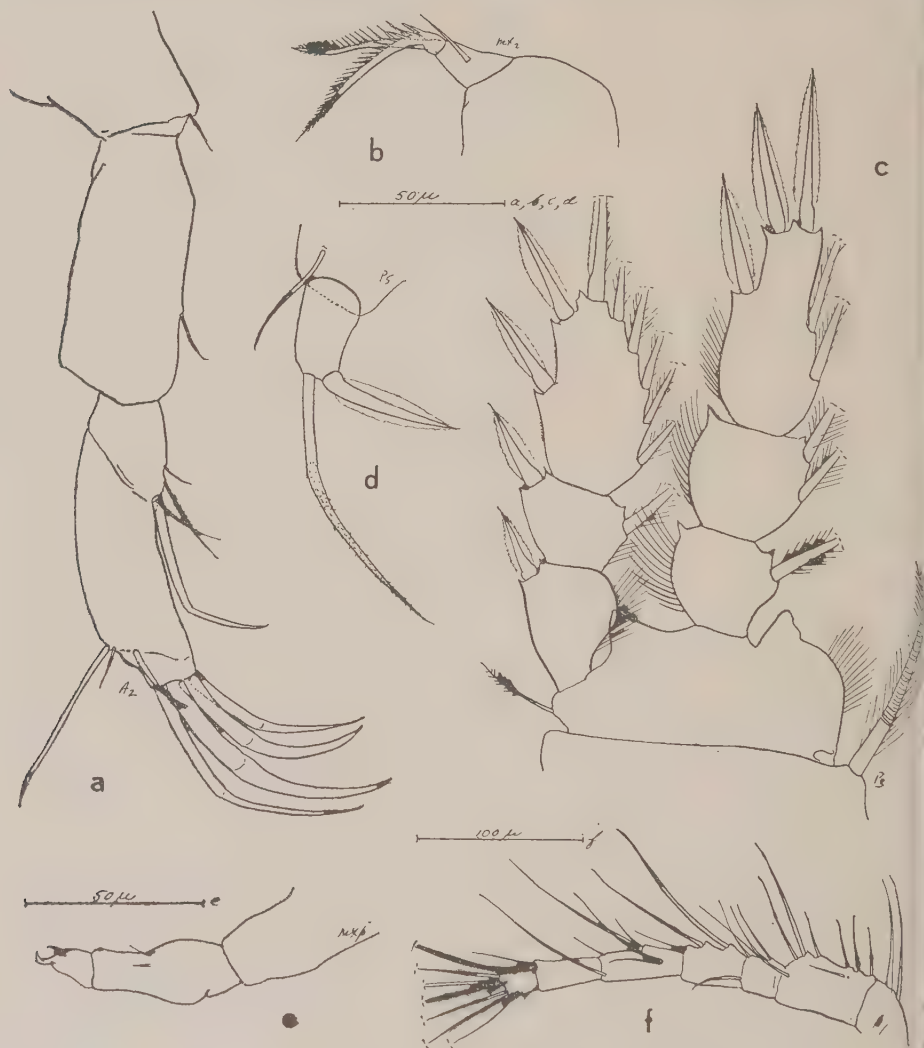


Fig. 12. *Lichomolgus elegantulus* n. sp. (♀). a, antenne postérieure; b, maxille postérieure; c, troisième patte; d, cinquième patte; e, maxillipède; f, antenne antérieure.

et 4 griffes grêles, qui sont plus longues que l'article qui les porte. Ces griffes présentent une trace d'articulation vers leur milieu.

Pièces buccales sans grandes particularités. Fouet mandibulaire (fig. 11d) allongé, pourvu d'une ciliation dense sur ses deux marges. Maxilles antérieures (fig. 11d) garnies distalement de 2 soies simples.

Maxilles postérieures bi-articulées (fig. 12b); le 2ème article orné d'une épine, qui dépasse largement la limite distale de l'article qui la porte, et de 2 fouets tubégaux, pourvus d'une rangée d'épines élancées.

Maxillipèdes (fig. 12e) 3-articulées; les deux articles basilaires, cylindriques et chacun deux fois plus long que large, sont glabres, sauf 2 soies courtes sur la marge interne du 2ème article; l'article distal porte 2 épines courbes (ou prolongements spiniformes courbes), qui forment ensemble une structure chélique.

Les pattes thoraciques (fig. 11c, 11e, 12c) ne présentent pas de grandes particularités. Leur ornementation, précisée dans le tableau suivant, constitue le stade initial de réduction décrit par Sewell (1949) dans le genre *Lichomolgus*¹): l'exopodite des P 3 et P 4 ne portent que 3 épines sur son article terminal.

P 1	r.e.	I-0;	I-1;	III-I-4
	r.i.	0-1;	0-1;	I-5
P 2	r.e.	I-0;	I-1;	II-I-5
	r.i.	0-1;	0-2;	III-3
P 3	r.e.	I-0;	I-1;	II-I-5
	r.i.	0-1;	0-2;	III-2
P 4	r.e.	I-0;	I-1;	II-I-5
	r.i.	0-1;	0-II.	

Les 5ème pattes sont uniarticulées (fig. 12d); une soie se trouve près de l'insertion de la P 5, sur le corps même du segment thoracique; l'unique article, court, 1/3 plus long que large, porte distalement 1 épine serrulée, qui a 1 fois 1/2 la longueur de l'article qui la porte, et une soie rugueuse qui a 3 fois cette longueur.

Remarques: Parmi les espèces, peu nombreuses, du genre *Lichomolgus*, à formule chétotaxique des pattes réduite, la présente forme occupe, par l'elongation et la sveltesse de son corps et de ses rames furcales, une place unique. La structure chélique du maxillipède sépare la nouvelle espèce également des formes voisines, ainsi que l'elongation de ses soies furcales (les autres *Lichomolgus* à même formule chétotaxique ont des soies furcales réduites).

7. *Lichomolgus agilis* (Leydig)

Cette espèce fréquente les branchies de nombreux Nudibranches, et parfois de Pectibranches. Elle a été rencontrée dans la région prospectée, sur les hôtes suivants:

Archidoris tuberculata Cuvier (Banyuls, 29 juin 1950; 16 juillet 1950; 1 août 1950. Au large de Collioure, dragué par 65 m de profondeur, 12 octobre 1959).

Doris („*Staurodoris*”) *verrucosa* (L.) Cuv. (Banyuls, 6 juin 1950).

Facelina drummondi (Thompson) (Banyuls, 6 juin 1950).

Gasteropteron rubrum (Raf.) = *G. meckeli* (de Blainv.) (Banyuls, 30 juin 1950).

¹) Après la publication du mémoire de Sewell, Gooding (1957) et Gotto (1956) ont fait connaître des espèces avec une formule chétotaxique plus réduite encore.

Wirz-Mangold & Wyss (1958) ont déjà signalé l'existence de cette espèce à Banyuls. Leur opinion que *L. agilis* ne serait pas connu de la Méditerranée est d'ailleurs erronée: Leydig, qui a créé l'espèce en 1853, l'a trouvée à Trieste, où elle fut retrouvée par Claus (1875, 1889), tandis que Della Valle (1880) l'a citée (sous le nom de *L. Chromodoridis*) de Naples. Toutes ces observations méditerranéennes ont été récapitulées par Carus (1885) et, plus récemment, par Monod & Dollfus (1932).

18. *Lichomolgus* spec. (cf. *agilis* (Leydig))

Matériel examiné: 1 ♀, sur les branchies d'*Ommatostrephes sagittata* (Lam.), Céphalopode amené au marché de Rosas (côte Catalane, Espagne), pêché par 300 à 600 m de profondeur. 13 octobre 1959. Z.M.A. Co. 100.55. Fréquence: 1 Copépode pour 3 Céphalopodes examinés.

Remarques: Davantage de matériel sera nécessaire pour une détermination définitive. La morphologie des appendices du parasite d'*Ommatostrephes* est sans doute très proche de celle de *L. agilis*, trouvé jusqu'ici sur de nombreuses espèces de Nudibranches et Tectibranches, mais jamais sur des Céphalopodes.

19. *Lichomolgus longicauda* (Claus)

Parasite abondant des branchies de la Seiche commune, *Sepia officinalis* L. pêchée à Banyuls. Il est connu de l'Adriatique (Trieste), de Naples, d'Arcachon et de la partie sud de la Mer du Nord.

20. *Lichomolgus pteroidis* D.V.

Synonymie: cf. Stock, 1959b, p. 66, fig. 5-6.

Copépode constamment associé aux *Pteroides griseum* Bohadsch, trouvés dans les chalutages au large de Banyuls par 50 à 100 m de profondeur.

21. *Lichomolgus serpulae* n. sp. (Fig. 13 et 14)

Matériel examiné: 1 ♀. Sur le panache branchial de *Serpula vermicularis* L. (Polychète sédentaire), chaluté entre Cerbère et Banyuls, par 50-95 m de profondeur, 9 octobre 1959. (Holotype, Z.M.A. Co. 100.580).

2 ♀, dont une ovigère. Même hôte. Chaluté au large de Collioure, par 65 m de profondeur. 12 octobre 1959. (Paratypes, Z.M.A. Co. 100.581).

Description: ♀. Longueur totale (soies furcales exclues) 0,91-0,99 mm. Corps de forme allongée. Premier segment porteur de pattes fusionné avec céphalosome. Segment génital avec 2 constrictions: une constriction peu nette, peu avant son milieu, à l'endroit où sont attachés les sacs ovigères et une deuxième très nette, qui sépare la partie antérieure du segment génital de la partie postérieure. Cette partie postérieure, rétrécie, atteint à peine la moitié de la largeur de la partie antérieure. Sacs ovigères assez longs, dépassant largement l'extrémité des rames caudales, sans d'ailleurs atteindre l'extrémité des soies furcales. Segments abdominaux de même largeur que la partie postérieure du segment génital, parfaitement glabres. Segment anal nettement plus long que large. Rames caudales très allongées.

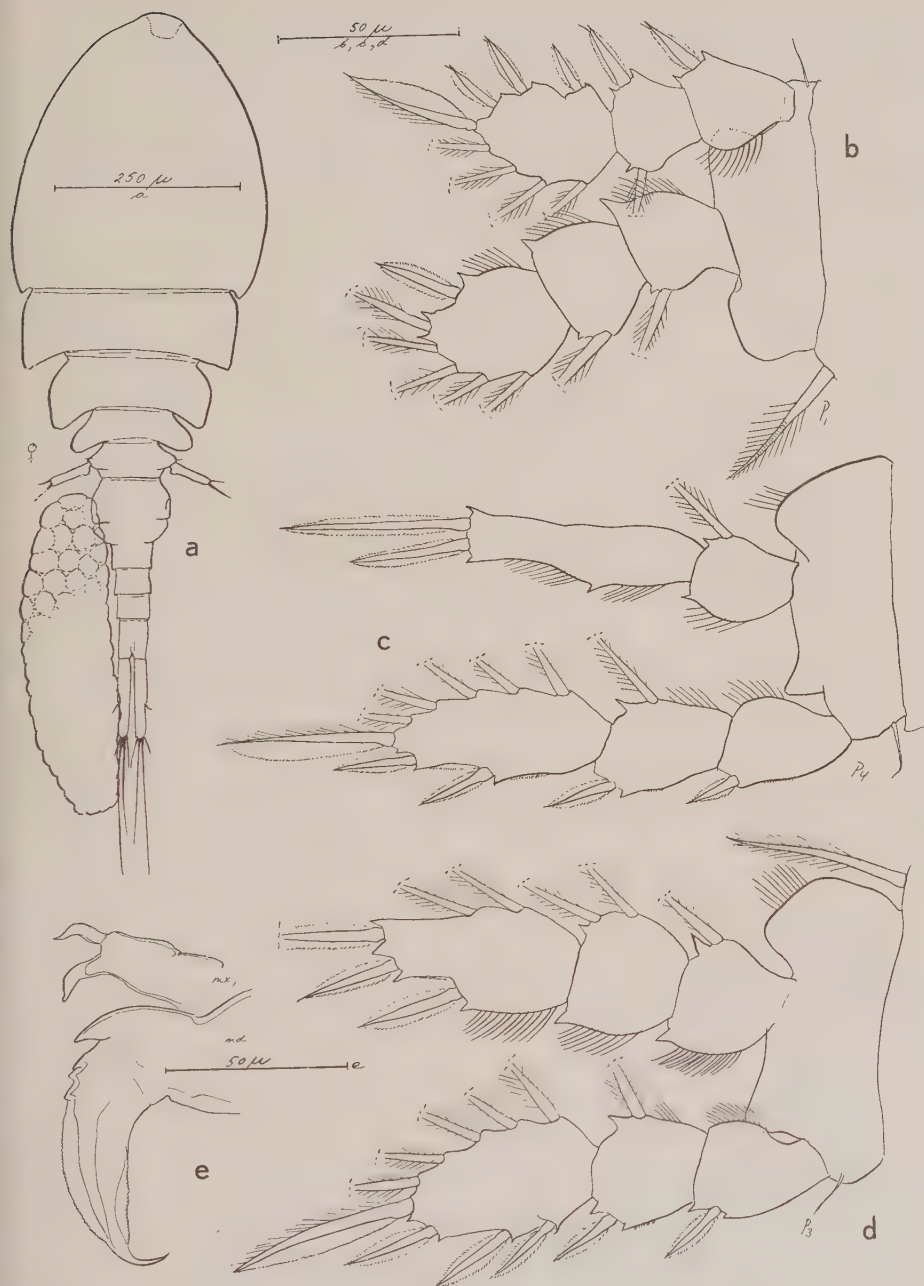


Fig. 13. *Lichomolgus serpulae* n. sp. (♀). a, corps, vue dorsale; b, première patte; c, quatrième patte; d, troisième patte; e, mandibule et maxille antérieure.

5 fois plus longues que larges et presque 2 fois plus longues que le segment anal. Elles portent, un peu après le milieu du bord latéral, une soie grêle; il y a 4 soies terminales et une soie subterminale interne (fig. 14d).

Un rostre, bien développé, linguiforme (fig. 14a). Antenne antérieure 7-articulée (fig. 14a), pas très grêle, portant 2 soies sensorielles en asque, l'un sur le 6ème, l'autre sur le 7ème article. Antenne postérieure (fig. 14f) 4-articulée. Le 3ème article armé de 3 soies, dont une à flexion anguleuse. Le 4ème article orné de 2 soies subterminales; d'une griffe grêle, subterminale, à flexion anguleuse; de 2 soies terminales; et de 2 griffes terminales, montrant vers leur milieu une trace d'articulation.

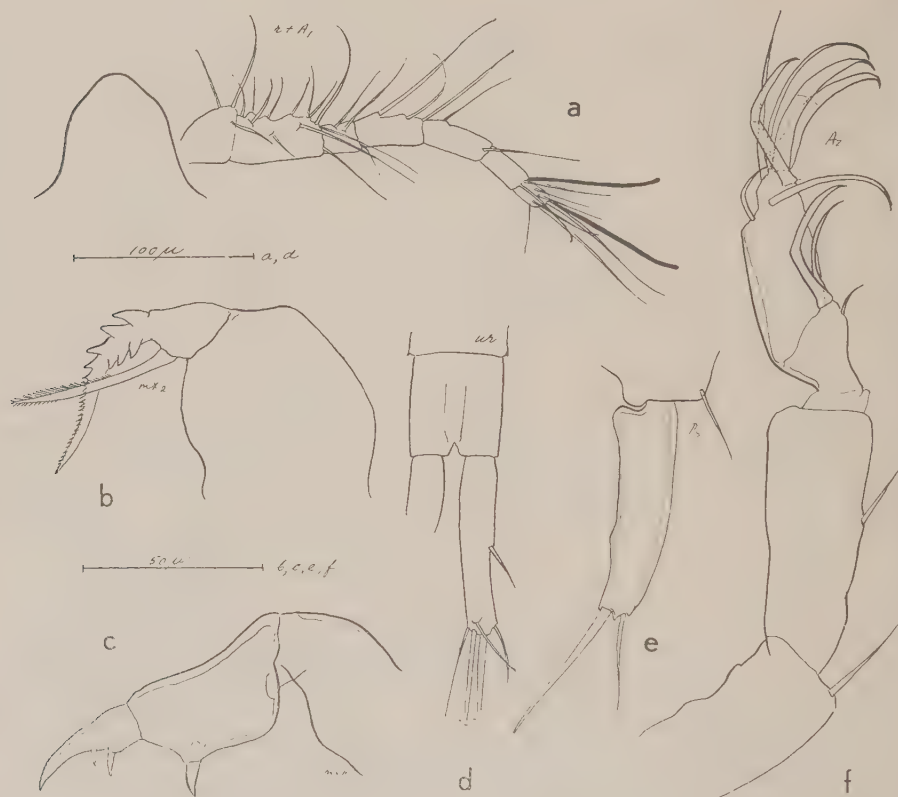


Fig. 14. *Lichomolgus serpulae* n. sp. (♀). a, rostre et antenne antérieure; b, maxille postérieure; c, maxillipède; d, segment anal et rames caudales; e, cinquième patte; f, antenne postérieure.

Mandibules présentant une forme singulière (fig. 13c), qu'on ne retrouve guère dans le genre *Lichomolgus*, sauf chez *L. protulae*: elles sont formées d'une large région basilaire (ornée d'une dent puissante interno-terminale), sur laquelle s'insère, sans qu'il y ait de véritable articulation, une lame plate. La lame consiste en une grande partie basilaire foliacée (dont la marge médiane porte 3 faibles dents et une frange de serrulations minuscules, la marge externe seulement des serrulations minuscules) et en une partie terminale en forme de fouet, glabre. Maxilles antérieures (fig. 13e) formées d'une simple lobe garni, distalement, de 2 soies modifiées: aplaties et foliacées. Maxilles postérieures (fig. 14b) con-

ant en un fort article proximal et en un article terminal allongé, pourvu dans partie basilaire de 2 rangées de dents puissantes; la rangée médiane de dents se prolonge par une série de petites serrulations: l'autre rangée ne se prolonge pas ne consiste qu'en 3 dents. Une forte soie spiniforme, barbelée, s'insère basalement sur l'article distal.

Maxillipèdes (fig. 14c) composés de 2 articles basilaires, le premier glabre, le deuxième armé de 2 épines, et d'un article terminal en forme de griffe, portant épines à sa marge interne.

Les figures 13b, c, d et le tableau suivant rendent compte de la structure et l'ornementation des pattes thoraciques 1 à 4:

P 1 r.e.	I-0;	I-1;	III-I-4
r.i.	0-1;	0-1;	I-5
P 2 r.e.	I-0;	I-1;	III-I-5
r.i.	0-1;	0-2;	III-3
P 3 r.e.	I-0;	I-1;	III-I-5
r.i.	0-1;	0-2;	III-2
P 4 r.e.	I-0;	I-1;	II-I-5
r.i.	0-1;	II-0.	

Les P 2 sont identiques aux P 3, sauf par le nombre de soies de l'article terminal de l'endopodite. Deuxième article de l'endopodite de P 4 très allongé, portant, vers le milieu de sa marge externe, un processus dentiforme très net.

Cinquième patte uniarticulée; une expansion globuleuse se trouve à la base de l'article (fig. 14e); la longueur de l'article est de 3 fois le diamètre à sa moitié; les soies distales inégales.

Couleur sur le vivant: corps incolore, translucide; ovaires oranges ou rouges; abdomen d'un brun gris; sacs ovigères lilas pâle.

Remarques: L'ensemble de ses caractères structuraux nous conduit à placer ce parasite, à l'intérieur de la famille des Lichomolgidae, dans le genre *Lichomolga*. Cependant il présente, dans ses pièces buccales et ses maxillipèdes des caractères qui s'éloignent considérablement de ceux des membres typiques, ascidicoles, du genre *Lichomolga*. Ces caractères atypiques rappellent fortement les structures que l'on trouve chez un autre Lichomolgide parasite de Polychètes sédentaires, *L. protulae* Stock. Là, on retrouve les mêmes mandibules, la même déformation des maxillaires, les mêmes maxilles postérieures, et aussi, quoique moins prononcées, des maxillipèdes homologues. *L. protulae* présente également, comme le parasite de *Serpula*, un processus dentiforme au deuxième article de l'endopodite de

Serpula diffère cependant de *L. protulae* par son corps cyclopoïde, non déformé, par ses sacs ovigères plus courts, par son segment anal plus long que large, par des petits détails dans presque tous les appendices, par exemple les maxillipèdes ♀ et les P 5.

Il faut donc conclure que *L. serpulae* et *L. protulae* sont manifestement très

apparentés, mais que leurs rapports avec les autres espèces du genre *Lichomolgus* sont faibles. Il me semble probable que nous devrions, dans un proche avenir, diviser le genre *Lichomolgus* en plusieurs genres ou sous-genres, et que la structure des pièces buccales, surtout celle de la mandibule, nous offrira la base d'une telle division.

22. *Lichomolgus* spec. (cf. *protulae* Stock)

Sur le panache branchial de quelques *Protula tubularia* (Mont.), Polychète dendrochaetaire chaluté au large de Banyuls par 80-100 m de profondeur (2 octobre 1959), nous avons observé 13 petits Copépodes, malheureusement tous, à l'exception d'un seul mâle adulte, juvéniles aux stades copépodites. Ils appartiennent au genre *Lichomolgus*, et sont incontestablement proches de *L. protulae* Stock, décrit à partir du panache d'une autre espèce de *Protula*, *P. intestinum*, trouvé à Naples. À cause du manque de matériel, surtout du sexe femelle, la détermination de cette espèce de Copépode doit pour l'instant rester provisoire.

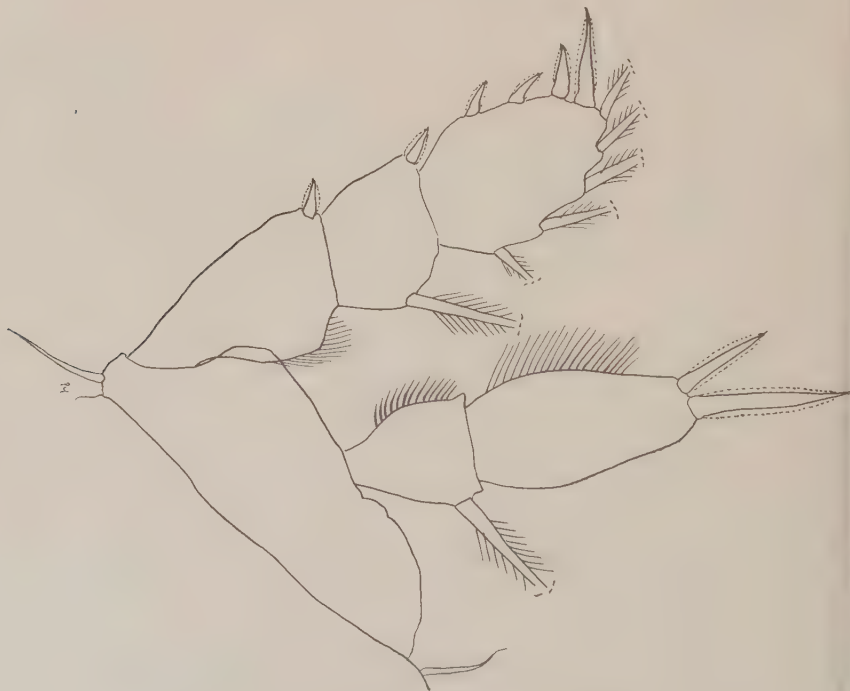


Fig. 15. *Lichomolgus trochi* Canu (♀). Quatrième patte.

23. *Lichomolgus* (*Epimolgus*) *trochi* Canu (Fig. 15)

Lit.: *L. (E.) trochi*, Bocquet & Stock, 1956, p. 10-16, fig. 1-2.

Matériel examiné: 5 ♀, 1 ♂, dans la cavité palléale de *Gibbula varia* Gastéropode vivant sous les pierres au Troc (Banyuls), par 0 à 3 m de profondeur. Octobre 1959. Z.M.A. Co. 100.555.

Fréquence: 6 Copépodes pour 57 exemplaires de l'hôte examinés.

Remarques: Cette espèce est nouvelle pour la Méditerranée et a été récoltée sur un hôte nouveau. Les exemplaires concordent parfaitement avec le matériel atlantique, provenant de l'hôte typique, *Gibbula umbilicalis*.

Je donne dans la figure 15 un dessin de la 4ème patte (♀), destiné à attirer l'attention sur la variabilité notable présentée par l'ornementation des rames. Bocquet & Stock (1956, fig. 2d) donnent une illustration d'une P 4 avec la formule chétotaxique suivante:

r.e. I-0; I-1; III-5
r.i. 0-0; II-0.

Des exemplaires avec une telle formule sont assez rares. Beaucoup plus abondants sont les exemplaires chez lesquels la soie interne de l'article basal de l'endopodite n'est pas supprimée, et qui, par conséquent, montrent la formule suivante:

r.e. I-0; I-1; III-5
r.i. 0-1; II-0.

Il n'est pas rare de rencontrer des exemplaires qui portent, sur le 3ème article de l'exopodite, une épine supplémentaire, donc avec la formule:

r.e. I-0; I-1; IV-5
r.i. 0-1; II-0.

En somme, nous pouvons dire, que la chétotaxie de cette espèce endoparasite ne s'est pas encore stabilisée.

4. *Stellicola asterinae* (Bocquet)

Sp. : *Lichomolgus asterinae* Bocquet, 1952, p. 498, fig. I-II.

Deux échantillons, chaque fois consistant en un seul mâle, ont été recueillis en octobre 1959. L'un provenait du littoral de Port Vendres, l'autre du littoral du golfe de Banyuls (Z.M.A. Co. 100.559-560). L'hôte de ce Copépode nouveau pour la Méditerranée, est le même que dans sa région d'origine: le petit Astéride *Asterina gibbosa* (Penn.). J'ai cru utile (Stock, 1957) de préciser la position taxonomique du genre *Stellicola*, dont la conception courante était confuse. A cette occasion, la présente espèce, originellement décrite comme membre du genre *Lichomolgus*, a été transférée à *Stellicola*.

5. *Paranthessius inermis* (Canu)

Matériel examiné: 2 ♀, dans la cavité palléale d'un exemplaire de *Pecten opercularis* forma *audouini* Payr., chaluté entre Cerbère et Banyuls, par 50-95 m de profondeur. 9 octobre 1959. Z.M.A. Co. 100.562.

Remarques: La morphologie des exemplaires de Banyuls correspond parfaitement à celle du matériel topotypique, trouvé dans des *Pecten opercularis* provenant des côtes de la Manche. Il me semble complètement justifié d'attribuer le matériel

méditerranéen à la même espèce que le matériel atlantique et d'appliquer le nom *inermis* de Canu à cette espèce.

Notre matériel ne concorde pas avec le parasite de *Pecten opercularis* décrit par Reddiah & Williamson (1959) sous le nom de *Modiolicola inermis* Canu, ni avec leur *M. maxima* (Thompson), parasite de *Pecten maximus*. J'espère revenir ultérieurement et d'une façon plus détaillée sur ce problème dans le cadre de la série des notes publiées en coopération avec C. Bocquet sur les Copépodes parasites de vertébrés des côtes de la Manche.

26. *Sabelliphilus elongatus* M. Sars

Un échantillon appartenant à cette espèce a été recueilli par Mr. C. Delamare Deboutteville sur le panache branchial de *Spirographis spallanzanii* Viviani (Bathylas, 1 juin 1950).

L'autre espèce de *Sabelliphilus*, *S. sarsi*, qui vit sur le même hôte, non sur le panache, mais sur le corps, n'a pas encore à ma connaissance été observé dans la région prospectée.

27. *Pseudanthessius sauvagei* Canu

Matériel examiné: 1 ♀, pour 50 exemplaires de *Spatangus purpuraceus* O.F.M., Échinide irrégulier chabot au large de Cap Béar, par 25 m de profondeur, 18 juin 1959. Z.M.A. Co. 100.520.

Remarques: Ce parasite est nouveau pour la Méditerranée et a été trouvé sur un hôte nouveau. Je l'ai minutieusement comparé à des exemplaires atlantiques typiques, récoltés sur les plages dans les environs de Wimereux (Pas-de-Calais) et sur l'hôte typique, *Echinocardium cordatum*, et je n'ai pas pu trouver de différences.

Genre *Katanthessius* nov.

Apparemment apparenté à *Anthessius*, dont il diffère d'une part par la structure plus primitive de la mandibule ♂♀ (à plusieurs pièces terminales auxiliaires) et de la maxille postérieure ♀ (qui porte 10 dents normales sur la griffe), d'autre part par des réductions adaptatives, parfois notables, dans l'armature de l'A 2 et la structure (unilobée) et l'ornementation de la mx 1 ♂♀, la chétotaxie des P 3 et P 4 ♂♀, et la régression de l'articulation de l'endopodite de la P 4 ♂♀.

Dans la description ci-dessous de l'espèce-type et seule espèce connue, *K. delamarei* n. sp., nous insisterons sur ces détails morphologiques.

Le genre est liée aux *Anthessius* typiques par l'existence d'une forme intermédiaire. *Anthessius pleurobranchae* D.V. (= *A. pleurobranchi* Claus), une espèce d'ailleurs très insuffisamment connue, qui concorde avec *Katanthessius delamarei* n. sp. par des caractères primitifs: mandibules complexes et armature de ses maxilles postérieures. Par ses caractères plus évolués, *Katanthessius* occupe une position unique, tandis que *A. pleurobranchae* au contraire semble correspondre parfaitement aux *Anthessius* typiques.

3. **Katanthessius delamarei** n. sp. (Fig. 16-18)

Matériel, hôtes et types:

6 ♀ (dont 5 ovigères), 3 ♂. De *Marionia blainvillea* Risso *). Dans le chalut Banyuls. 24 novembre 1950. Z.M.A. Co. 100.598-599. (C. Delamare Deboutteille coll.).

1 ♀. De *Tritonia* *). Banyuls. 24 octobre 1910. Z.M.A. Co. 100.600. (Don de Mme. Pruvot).

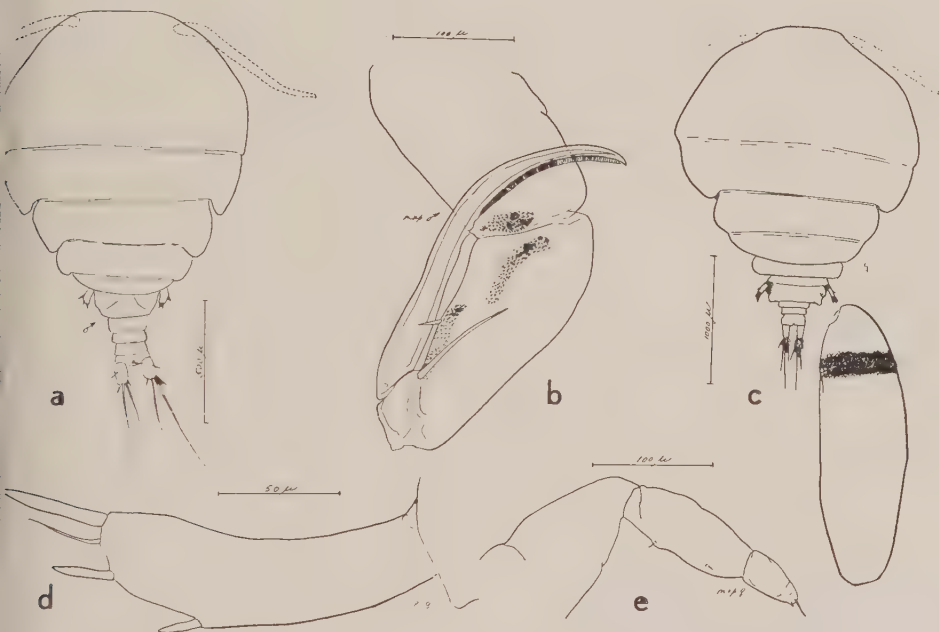


Fig. 16. *Katanthessius delamarei* n. g., n. sp. a, mâle, vue dorsale; b, maxillipède (♂); c, femelle, vue dorsale; d, cinquième patte (♀); e, maxillipède (♀).

Description: Femelle de grande taille; longueur totale, sans soies furcales, 40 mm; les sacs ovigères sont presque aussi longs que le corps.

Premier segment du métasome libre, formant avec le segment céphalique et les segments 2 et 3 du métasome une espèce de bouclier large, presque circulaire. Segment 4 du métasome beaucoup plus étroit; segment 5 encore plus étroit; segment final, rectangulaire, aussi large que le segment 5 du métasome. Les 3 derniers segments de l'urosome ont une même largeur, mais sont deux fois moins larges que le segment génital (fig. 16c). Branche furcale (fig. 17d) beaucoup plus longue que le segment anal, 3 fois plus longue que sa largeur maximum, pourvue d'une soie latérale située un peu avant le milieu, de 4 soies terminales glabres et d'une courte soie interne glabre.

*) D'après Pruvot-Fol (Faune de France, 58, 1954), le genre *Marionia* correspond à *Tritonia*.

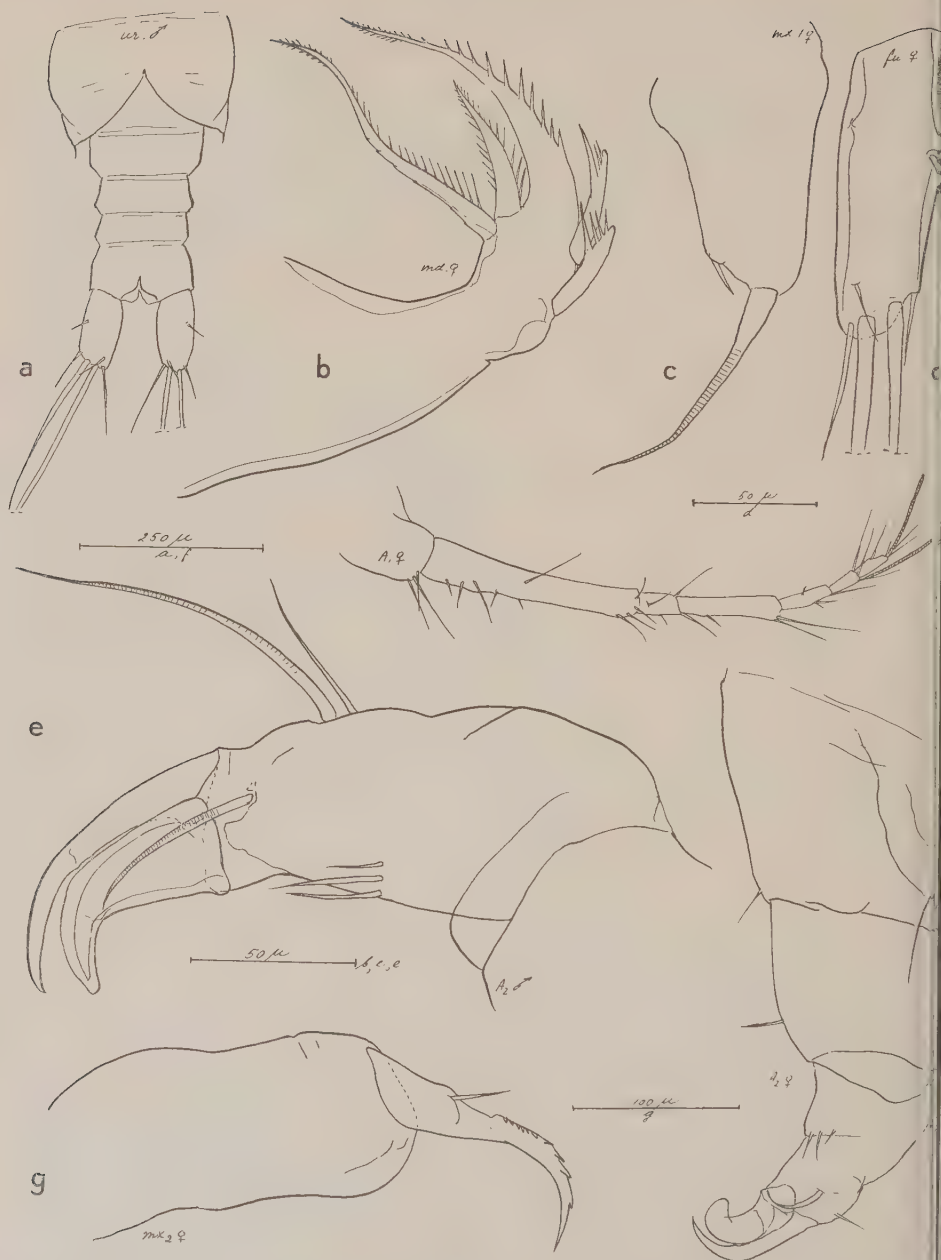
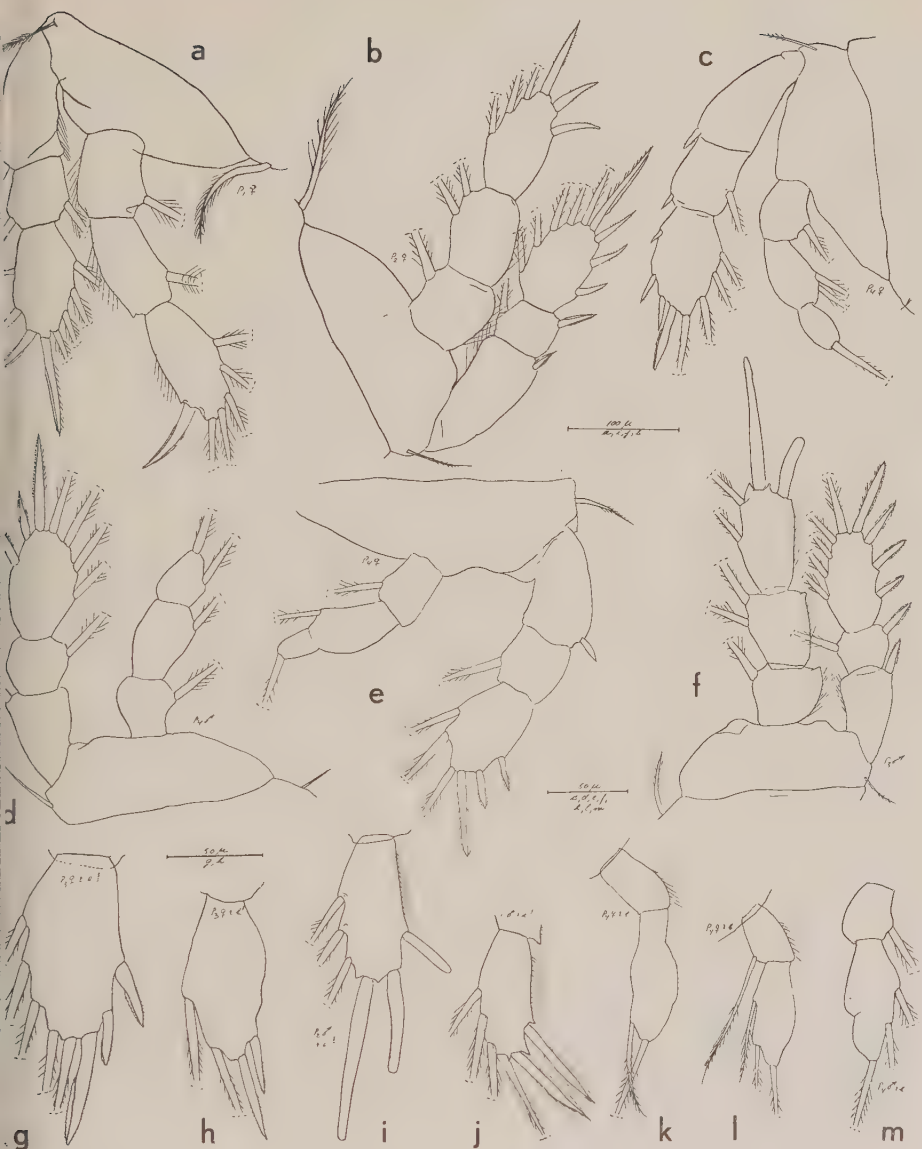


Fig. 17. *Katantbessius delamarei* n. g., n. sp. a, urosome (♂); b, mandibule (♀); c, maxilla antérieure (♀); d, branche caudale (♀); e, antenne postérieure, partie distale (♂); f, antenne antérieure (♀); g, maxille postérieure (♀); h, antenne postérieure (♀).

Sacs ovigères, en forme de saucisson, renfermant de très nombreux oeufs murifiés, atteignant presque la même longueur que le corps.



18. *Katanthessius delamarei* n. g., n. sp. a, première patte (♀); b, deuxième patte (♀); c, troisième patte (♀); d, quatrième patte (♂); e, quatrième patte (♀); f, troisième patte (♂); g, troisième patte, article distal de l'exopodite (♀); h, troisième patte, article distal de l'endopodite (♂); i, deuxième patte, article distal de l'endopodite (♂); j, première patte, article distal de l'exopodite (♂); k, quatrième patte, endopodite (♀); l, quatrième patte, endopodite (♀); m, quatrième patte, endopodite (♂).

Antenne antérieure (fig. 17f) svelte, 7-articulée. La longueur de ses articles est 117, 262, 52, 130, 80, 40 et 40 μ . Les articles 6 et 7 portent chacun une soie sorielle en asque.

L'antenne postérieure (fig. 17h), quoiqu'elle montre des homologies apparentes avec l'appendice correspondant du genre *Anthessius*, est très trappue et fortement préhensile. Elle consiste en 3 articles: le premier et le deuxième, carrés, chacun avec une soie courte à sa face interne; le troisième, allongé et atténué, porte, vers le milieu de sa face interne 3 soies courtes et, distalement, 1 courte soie, 1 soie courte plus forte, 1 griffe aigue courbe et 1 très forte griffe en crochet, à extrémité obtuse.

La mandibule (fig. 17b) porte plusieurs pièces apicales: le fouet principal, portant à sa marge médiane 10 à 12 dents aciculaires; un fouet auxiliaire, homologue de celui présent chez *Anthessius*, aussi long que le fouet principal, portant des fines dents aciculaires sur les $\frac{2}{3}$ proximaux, un appendice, qui a la demi-longueur des fouets, implanté entre ceux-ci, armé sur sa marge médiane et latérale de nombreuses dents aciculaires fines. A la base du fouet principal se trouvent 2 processus digitiformes mobiles, armés d'un côté de fortes dents aciculaires; ces 2 processus complexes sont sans aucun doute homologues des 2 épines dentiformes qu'on trouve à la base du fouet principal de la mandibule chez les *Anthessius* typiques.

Maxille antérieure (fig. 17c) de forme simplement unilobée; elle ne porte que'une forte soie distale, annulée, et une toute petite soie additionnelle. Maxille postérieure (fig. 17g) consistant en un article basilaire robuste et en un segment distal en forme de griffe, vaguement bi-articulé, portant dans sa partie proximale une soie, dans sa partie distale une rangée de 10 petites dents environ.

Maxillipèdes 3-articulées, mais cependant de structure réduite (fig. 16e).

Les première et deuxième pattes thoraciques (fig. 18a, b) sont normalement veloppées et ont la formule chétotaxique complète:

P 1 r.e.	I-0;	I-1;	III-I-4
r.i.	0-1;	0-1;	I-5
P 2 r.e.	I-0;	I-1;	III-I-5
r.i.	0-1;	0-2;	III-3

La troisième patte, toujours biramée à rames 3-articulées, montre déjà une réduction dans son armature. Les articles 1 et 2 de l'endopodite et de l'exopodite ont encore l'ornementation normale (et ressemblent par conséquent à ceux de la P 1) mais les articles distaux ont un nombre d'épines plus réduit, comme le montrent les figures 18g, h et la formule suivante:

P 3 r.e.	I-0;	I-1;	II-I-5 ou	III-I-5
r.i.	0-1;	0-2;	II-2	

Une instabilité se manifeste déjà dans la chétotaxie de l'exopodite, où on peut trouver 3 ou 2 épines latérales sur le 3ème article.

Plus instable, et plus réduite encore, est la 4ème patte; l'exopodite reste 3-articulé mais l'article distal de l'endopodite, en réduction, soit est présent sous forme d'un bouton plus au moins imparfaitement articulé et à ornementation très réduite, soit est disparu complètement, ne laissant qu'un endopodite 2-articulé (fig. 18e, k, l). Voici les formules chétotaxiques basées sur la P 4 droite de 4 femelles adultes:

femelle A — r.e.	I-0;	I-1;	IV-4
r.i.	0-1;	0-2;	0-1
femelle B — r.e.	I-0;	0-1;	III-3
r.i.	0-1;	0-1;	0-1
femelle C — r.e.	I-0;	I-1;	III-4
r.i.	0-1;	0-3;	
femelle D — r.e.	I-0;	I-1;	III-4
r.i.	0-1;	0-3.	

Souvent les P 4 droite et gauche d'une seule paire montrent des différences d'articulation ou chétotaxies.

La 5ème patte également de structure simple, quoiqu'elle porte les 3 épines et les soies typiques pour groupe d'*Anthessius*. Les épines et la soie sont cependant glabres. L'unique article de la P 5 est allongé, courbe (fig. 16 d).

♂. Longueur totale, soies furcales exclues, 1,45-1,55 mm. Forme générale du corps semblable à celle de la femelle (fig. 16a). Entre le segment génital et le segment anal se trouvent 3 segments abdominaux, glabres (fig. 17a). Les branches furcales sont un peu moins allongées que dans l'autre sexe (fig. 17a).

L'antenne antérieure, la mandibule, la maxille antérieure, et la 5ème patte ont ensemble la même structure que chez la femelle. L'antenne postérieure (fig. 17e) en diffère un peu par la présence, sur le bord latéral du dernier article, d'une forte soie annulée. La maxille postérieure montre 8 longs denticules sur la marge de la griffe terminale. Les maxillipèdes (fig. 16b) sont, comme d'habitude dans la groupe des Poecilostomes, fortement préhensiles.

La première patte ressemble à celle de la femelle, à l'exception de l'article terminal de l'exopodite, qui porte chez le ♂ 4 soies et 2 épines (fig. 18j), chez la femelle 5 soies et 1 épine. A la base des 2 épines du ♂ on trouve des processus spiniformes bien développés.

Les 2ème pattes des deux sexes sont peu différentes, sauf le 3ème article de l'endopodite, qui porte chez le ♂ 3 épines modifiées, aux marges glabres et à l'extrémité obtuse (fig. 18i).

La 3ème patte montre la même différence sexuelle: les 2 épines normales sur le 3ème article de l'endopodite de la ♀ ont été remplacées par des épines glabres et obtuses chez le ♂ (fig. 18f).

La 4ème patte du ♂ (fig. 18d, m) montre une réduction de l'articulation et d'ornementation, identique à celle de la ♀.

Dans le ♂ disséqué, la P 4 possède un endopodite 3-articulé sur l'un côté (fig. 18d), 2-articulé sur l'autre côté (fig. 18 m).

Au point de vue de la régression sous l'influence de la vie parasitaire, l'espèce décrite ci-dessus, capturée par Mme Pruvot et surtout par M. Delamare Deboutteville, qui a trouvé également le sexe mâle, plus petit, est fort intéressante; je lui attribue le nom de *K. delamarei* en honneur du zoologiste qui l'a découverte.

29. *Pseudomyicola spinosus* (Raffaele & Monticelli). (Fig. 29e, f)

Lit.: *P. spinosus*, Stock, 1959a, p. 52-53, fig. 4-5.

Espèce peu fréquente dans l'intestin de *Mytilus galloprovincialis* sur les rochers battus du Troc, à Banyuls.

30. *Pseudomyicola* spec. (Fig. 19a-d, g-h)

Matériel examiné: 1 exemplaire, dans les résidus des lavages d'une treille

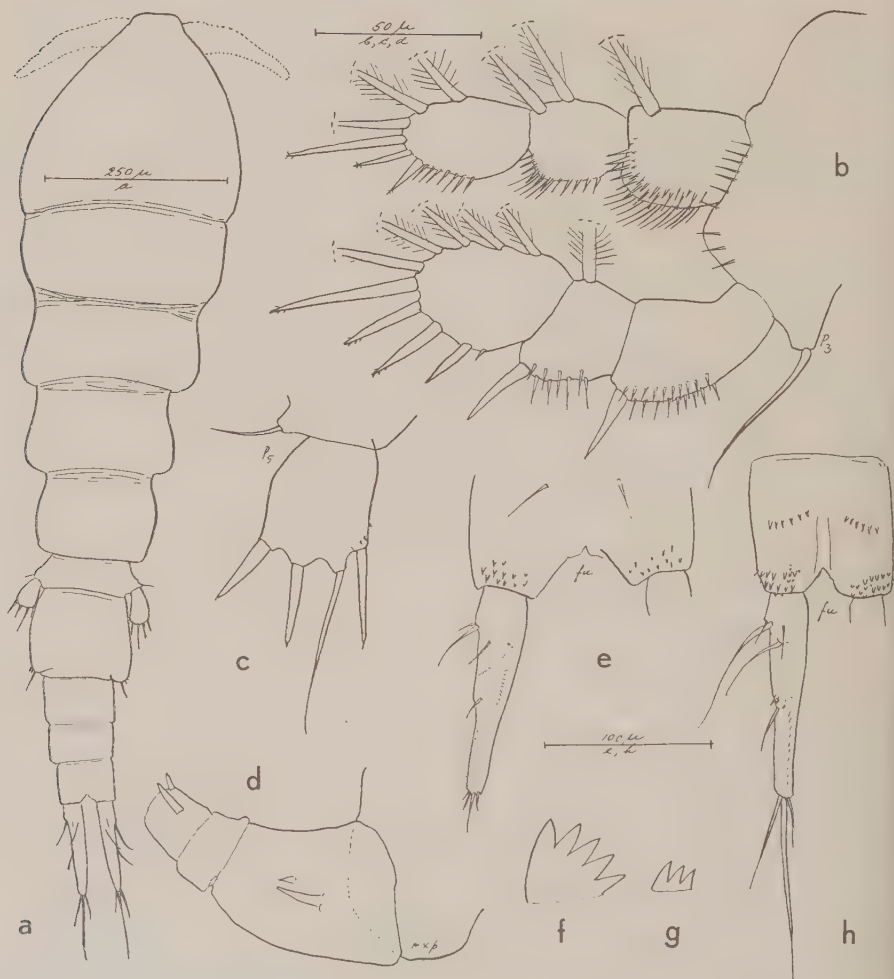


Fig. 19. a-d, g-h, *Pseudomyicola* spec. (juv.); e-f, *Pseudomyicola spinosus* R. & M. (♀). a, corps en vue dorsale; b, troisième patte; c, cinquième patte; d, maxillipède; e, segment anal et branches furcales (de *P. spinosus*); f, g, épine spéciale aplatie du 2^e article de l'exopodite de *P. spinosus* et *P. spec.* respectivement; h, segment anal et branches furcales.

taïne de *Pleria birundo* (L.), Pélécy-pode chaluté au large de Banyuls. 2 octobre 1959. Z.M.A. Co. 100.576.

Remarques: Le présent exemplaire, probablement une femelle de 1,2 mm de longueur, malheureusement subadulte, montre de nombreux caractères particuliers, mais semble appartenir à une espèce de valeur spécifique.

Pourtant, à cause du manque de matériel, cette espèce n'est pas décrite comme nouvelle. L'exemplaire subadulte diffère des stades adultes de *Ps. spinosus* sur les points suivants:

Le segment anal porte, à sa face ventrale, sans parler des groupes d'épines à la base des rames caudales, une rangée gauche et une rangée droite d'épines vers le milieu du segment. La spinulation de *Ps. spinosus* est assez variable, mais le segment anal est glabre ou ne porte que 2 soies vers son milieu (cf. fig. 19e et h).

Les rames caudales portent 3 soies terminales, dont la centrale est presque aussi longue que la rame qui la porte. Les 3 (ou parfois 4) soies terminales des rames caudales de *Ps. spinosus* sont très rudimentaires (fig. 19e et h). Les P 5 du parasite de *Pteria* (fig. 19c) sont très différentes de celles de *spinosus*, mais je ne suis pas sûr qu'elles ont déjà acquis leur forme finale, adulte.

Les articles des P 1 à P 4, et surtout l'article terminal des endopodites, sont beaucoup moins allongés que chez *Ps. spinosus* (fig. 19b).

Ps. spinosus porte un processus palmé sur le bord externe du 2ème article de l'exopodite de la première patte;

Ps. spec. ne montre à cet endroit qu'un petit processus trifide (cf. fig. 19f et g).

***Trochicola entericus* Dollfus**

Matériel examiné: De nombreux exemplaires dans le Gastéropode *Gibbula varia* (L.), trouvé à faible profondeur sous les pierres au Troc, Banyuls, octobre 1959. Z.M.A. Co. 100.540.

Remarques: Je compte revenir ultérieurement sur cette espèce endoparasite intéressante, dont les femelles vivent dans l'intestin du Gastéropode, les mâles et les copépodites dans la cavité palléale.

Trochicola spec.

Une femelle jeune a été récoltée dans le rectum de *Gibbula richardi* Payraudeau, sur le littoral du Troc, à Banyuls, le 29 septembre 1959. Z.M.A. Co. 100.542. À cause du manque de matériel adulte l'espèce n'a pas pu être déterminée de façon définitive.

C. Caligoida

Stades larvaires de Lernaeoceridae (le prétendu „*Pennella varians*”) (fig. 20).

Matériel examiné: *Pennella varians* St. & Lt. (?), Wierzejski, 1877, pp. 562-574, pl. XXXII-XXXIII; Rose & Hering, 1953, pp. 172-183, fig. 1-5.

Matériel examiné: Nombreux exemplaires sur les branchies d'un Cépha-

lopode, *Todaropsis eblanae* (Ball), chaluté par les pêcheurs de Rosas (Espagne) par 300 à 600 m de profondeur. 13 octobre 1959. Z.M.A. Co. 100.601.

Remarques: On ne connaît pas la femelle mûre et ovigère (sur laquelle le système de la famille des Lernaoceridae a été fondée) qui correspond aux stades jeunes trouvés sur les branchies de plusieurs espèces de Céphalopodes méditerranéens: *Sepia officinalis*, *S. elegans*, *Loligo vulgaris*, *Eledone moschata*, et récemment à Rosas sur *Todaropsis eblanae*. Wierzejski rapporte avec quelque doute le parasite

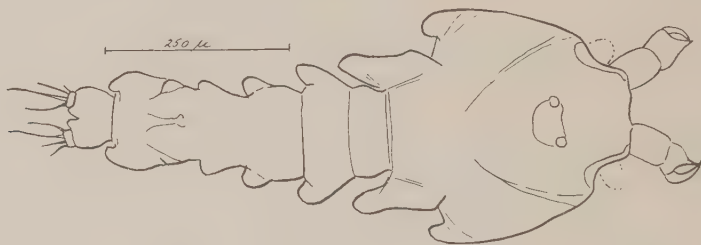


Fig. 20. Stade larvaire d'un Lernaoceridae („*Pennella varians*”), vue dorsale.

des hôtes intermédiaires (Céphalopodes) à la femelle gravide connue sous le nom de *Pennella varians* St. & Lt., parasite du 2ème hôte, le Dauphin. Le rattachement de stades jeunes sur le premier hôte à une forme gravide sur le 2ème n'étant pas assuré, nous n'attribuerons pas de nom spécifique ou même générique au parasite de Céphalopodes.

A Rosas, les stades larvaires des Lernaoceridae existent seulement sur les branchies de *Todaropsis*; j'ai vainement examiné des dizaines d'exemplaires de Céphalopodes répartis entre les espèces suivantes: *Octopus vulgaris*, *Eledone moschata*, *Bathypolypus sponsalis*, *Pteroctopus cirrhosa*, *Rossia caroli*, *Sepia officinalis*, *S. elegans*, *S. orbignyana*, *Sepietta oweniana*, et *Ommatostrephes sagitatus*. Toutes ces espèces étaient exemptes de Lernaoceridae.

SUMMARY

Systematic researches undertaken during several short visits to Banyuls, France (Département des Pyrénées Orientales), have procured 33 species of Copepoda associated with Invertebrata, of which 2 belong to the Harpacticoida, 30 to the Cyclopoida and 1 to the Caligoida. Seven species (numbers 2, 6, 7, 13, 16, 21, 28 of the preceding list) are new to science; of these two had to be referred to new genera. Moreover, six species are new to the Mediterranean (numbers 1, 12, 23, 24, 27) and fifteen are already described species parasiting new hosts (numbers 1, 3, 4, 5, 8, 9, 10, 12, 18, 22, 23, 27, 30, 32, 33).

BIBLIOGRAPHIE

- BOCQUET, CHARLES, 1952. Copépodes semi-parasites des Échinodermes de la région de Rosas (Pyrénées Orientales). Description de *Lichomolgus asterinae* n. sp. Bull. Soc. Zool. France, **77** (5/6): 495-500, figs. I-III.
- BOCQUET, CHARLES & JAN H. STOCK, 1956. Copépodes parasites d'Invertébrés des côtes de la Manche II. Sur un Lichomolgide parasite des Gibbules, *Lichomolgus* (*Epimolgus*) *trochi*. Arch. Zool. Exp. Gén., **94**, N. & R. 1: 10-16, figs. 1-2.
- BRIAN, ALESSANDRO, 1923. Nota di Copepodi marini benthonici raccolti in Sardegna durante l'

- cursione organizzata dal Touring-Club Italiano nel maggio 1921. Atti Soc. Ital. Sci. Nat., **62**: 176-178.
- ANU, EUGÈNE, 1898. Note sur les Copépodes et les Ostracodes marins des côtes de Normandie. Bull. Soc. Amis Sci. Natur. Rouen, (4) **33**: 389-422, pl. III-X.
- ARUS, JULIUS VICTOR, 1885. Prodrum Faunae Mediterraneae ... I. (Coelenterata, Echinodermata, Vermes, Arthropoda). Stuttgart, E. Schweizerbart'sche Verlagshandl., xi + 525 pp.
- LAUS, C., 1875. Neue Beiträge zur Kenntnis parasitischer Copepoden nebst Bemerkungen über das System derselben. Zeits. Wiss. Zool., **25**: 327-360, pl. XXII-XXIV.
- , 1889. Ueber neue oder wenig bekannte halb-parasitische Copepoden ... Arb. Zool. Inst. Univ. Wien, **8**: 327-370, pl. I-VII.
- ELLA VALLE, A., 1880a. Sui Coriceidi parassiti, e sull'anatomia del gen. Lichomolgus. Atti R. Accad. Lincei (3), Mem. Cl. Sc. Fis. Mat. Nat., **5**: 107-124, pl. I-II.
- , 1880b. Sui Coriceidi parassiti, e sull'anatomia del gen. Lichomolgus. Mitth. Zool. Stat. Neapel, **2** (1): 83-106, pl. V-VI.
- IESBRECHT, WILHELM, 1899. Die Asterocheriden des Golfes von Neapel. Fauna u. Flora Golfes Neapel, **25**: vi + 217 pp., 11 pls.
- ODDING, R. U., 1957. On some Copepoda from Plymouth, mainly associated with invertebrates, including three new species. J. Mar. Biol. Ass. U.K., **36**: 195-221, figs. 1-6.
- UMES, A. G., 1960. The harpacticoid copepod *Sacodiscus* (= *Unicalteutha*) *ovalis* (C. B. Wilson, 1944) and its copepodid stages. Crustaceana, **1** (3): 279-295, figs. 1-67.
- ANG, KARL, 1948. Monographie der Harpacticiden, 2 vols. Lund, Håkan Ohlssons Boktryckeri.
- YDIG, FR., 1853. Zoologische Notizen 1. Neuer Schmarotzerkrebs auf einem Weichthier. Zeits. Wiss. Zool., **4** (3/4): 377-382, pl. XIV figs. 1-5.
- ONOD, TH. & R. PH. DOLLFUS, 1932. Les Copépodes parasites de Mollusques. Ann. Parasitol., **10** (2): 129-204, figs. 1-30.
- EDDIAH, K. & D. I. WILLIAMSON, 1959. On *Modiolicola inermis* Canu and *Modiolicola maxima* (Thompson), Lichomolgid Copepods associated with Pectinid Lamellibranchs. Ann. Mag. Nat. Hist., (13) **1**: 689-701, fig. 1-3.
- OSE, M. & HAMON, 1953. A propos de *Pennella varians* Steenstrup et Lütken, 1861, parasite des branchies de Céphalopodes. Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord, **44** (5/6): 172-183, figs. 1-5.
- OSOLL, A., 1889. Ueber zwei neue an Echinodermen lebende parasitische Copepoden. Sitz. Ber. Math.-Naturw. Cl. Kais. Akad. Wiss. Wien, **97** (1) 4: 188-202, pl. I-II.
- ARS, G. O., 1915. An account of the Crustacea of Norway, **6** (VII & VIII). Cammermeyer's Forlag, Christiania.
- COTT, ANDREW, 1909. The Copepoda of the Siboga Expedition I. Free-swimming, littoral and semi-parasitic Copepoda. Siboga Monogr. **XXIX** a (= livr. 44): 1-323, pl. I-LXIX.
- ROCK, JAN H., 1957. Some notes on the genus *Macrochiron* Brady, 1872. Ann. Mag. Nat. Hist., (12) **10**: 378-382, figs. 1-10.
- , 1959a. Copepoda associated with Neapolitan Mollusca. Pubbl. Staz. Zool. Napoli, **31** (1): 43-58, figs. 1-7.
- , 1959b. Copepoda associated with Neapolitan Invertebrates. Ibid., **31** (1): 59-75, figs. 1-8.
- HOMPSON, ISAAC C. & ANDREW SCOTT, 1903. Report on the Copepoda collected by Professor Herdman, at Ceylon, in 1902. Ceylon Pearl Oyster Fish., **1**, suppl. reps. 7: 227-307, 1 textfig., pl. I-XX.
- IERZEJSKI, ANTON, 1877. Ueber Schmarotzerkrebse von Cephalopoden. Zeits. Wiss. Zool., **29**: 562-582, pl. XXXII-XXXIV.
- IRZ-MANGOLD, K. & ULRIKE WYSS, 1958. Faune des Pyrénées-Orientales, **3**. Opisthobranches. Vie et Milieu, **9** (2), suppl.: 1-71.

NOTES SUR LA FAMILLE DES LAMIPPIDAE, PREMIÈRE PARTIE

PAR

YVES BOULIGAND

École Normale Supérieure, 45 Rue d'Ulm, Paris 5^e 1)

1. CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES, DIAGNOSES ET CLÉ DICHOTOMIQUE

Introduction

Les Lamippidae constituent une famille de Copépodes endoparasites des Octocoralliaires. La biologie de certains d'entre eux les rend parfois plus ou moins ectoparasites, mais ceci est exceptionnel. Ces petits Copépodes, au corps en forme de fuseau, plus ou moins allongé et terminé par une furca, se rencontrent soit dans la mésoglée de ces Coelentérés, soit dans les canaux du coenosarc; en dehors des pièces buccales, très variables dans ce groupe, ils possèdent quatre paires d'appendices antennules (a 1), antennes (a 2), deux paires de pattes (p 1 et p 2), et ressemblent souvent à des Acariens; ils s'accrochent avec leurs griffes aux parois des cavités, aux œufs ou même aux spicules. La locomotion est assurée chez un certain nombre d'espèces par un très fort péristaltisme. J'ai eu la possibilité de revoir la plupart des espèces de ce groupe, jadis étudiées par de Zulueta à Banyuls-sur-Mer. Je limiterai le présent exposé à des considérations morphologiques et anatomiques sur l'adulte; mes connaissances sur la phase libre restent encore très pauvres et la recherche est rendue d'autant plus difficile que ces Copépodes ne forment pas de sacs ovigères. J'ai pu observer les œufs de 4 espèces dispersés dans leur hôte.

Je peux assurer dès maintenant que ces Copépodes sont des parasites selon la définition donnée par P. P. Grassé (1935); en effet, les Lamippides adultes „tirent leur nourriture, normalement, nécessairement et directement" de leur hôte, en ingérant des débris de mésoglée ou d'endoderme. Je les ai observés à la loupe binoculaire accrochés à des œufs ou à différents tissus de l'hôte, et le complexe buccal manifeste alors une grande activité. Ils causent donc un „dommage léger à la vie" et ils en bénéficient au détriment de l'hôte. A ce point de vue, ils semblent être restés à un degré de parasitisme comparable à celui de *Lichomolgus pteroides* Della Valle. *L. pteroides* accroché en permanence sur la paroi externe des *Pterois griseum* Bohadsch cause des dommages au moins aussi importants que les Lamippides; cependant les Lichomolgides ont conservé la structure typique des Copépodes, contrairement aux Lamippides, qui ont subi des „déformations parasitaires" très

¹) Je remercie Monsieur G. Petit, Directeur du Laboratoire Arago, du bon accueil qu'il m'a toujours accordé, et Monsieur Cl. Delamare Deboutteville de m'avoir proposé de travailler sur ce groupe de Copépodes bien particuliers, dont la biologie est si passionnante.

accentuées. Ces déformations doivent-elles être attribuées au parasitisme? La spoliation de l'hôte n'est certainement pas à l'origine de la forme fuselée et du péristaltisme fréquent. Ces déformations doivent être attribuées au milieu très spécial imposé par l'Octocoralliaire et sont le résultat d'une bonne adaptation à la vie dans l'hôte, indépendamment de toute considération sur leur mode de nutrition.

Après les considérations générales exposées dans la première note, j'insisterai dans la deuxième sur l'espèce *Enalcyonium rubicundum* (Olsson), dont la morphologie peut être considérée comme typique pour toute la famille. Je décrirai ensuite en détail l'espèce *Lamippella faurei* Bouligand & Delamare Deboutteville dont la diagnose a été récemment publiée (1959b). Cette espèce est remarquable par ses papilles en rangées parallèles sur l'abdomen, ses antennules et antennes trapues et la furca extrêmement réduite. J'analyserai ultérieurement un cas de dimorphisme sexuel: le mâle et la femelle avaient été décrits sous des noms d'espèce différents; je montrerai que cette seule espèce appartient au genre nouveau *Lamippina*. Ayant eu l'occasion de signaler récemment (Bouligand & Delamare, 1959a) l'existence d'un dimorphisme sexuel chez *Linaresia mammillifera* de Zulueta, nous nous trouvons donc ici devant le deuxième cas de différenciation sexuelle connu dans cette famille.

Historique des travaux sur les Lamippides

La seule étude systématique sur cette famille de Copépodes a été réalisée par de Zulueta. Les publications de cet auteur portent sur du matériel récolté à Banyuls-sur-Mer, à Sète et à l'Estacion de Biologia Maritima de Santander (côte Nord de l'Espagne), où il dit avoir reconnu le genre *Lamippe*, mais n'en avoir pas déterminé l'espèce. C'est dans le cadre d'un travail d'ensemble sur les Copépodes parasites des Coelentérés que de Zulueta s'est attaché surtout à cette famille très importante inféodée aux Octocoralliaires. Il a éclairci une très difficile synonymie et schématisé ses résultats sous forme de tableaux clairs.

Le genre *Lamippe* a été créé en 1858 par Bruzelius pour désigner un être trouvé sur une Pennatule. Bruzelius en a donné des dessins très exacts et a observé une ♀ portant deux spermatophores. Il a appelé cette espèce „*Lamippe rubra*” et l'a décrite comme parasite de *Pennatula rubra* Ellis; cette dernière est localisée à la Méditerranée; il est possible, comme le pensait de Zulueta, que ce parasite ait été trouvé sur *Pennatula phosphorea* L., commune à la Méditerranée et à la Mer du Nord. Il n'a trouvé que quelques exemplaires femelles. Au contraire, de Zulueta plus tard ne trouvera que des mâles. Bruzelius ne sait encore s'il s'agit d'Acariens ou de Crustacés.

Claparède en 1867 décrit *Lamippe proteus* (mâles et femelles) parasite de *Lobularia digitata* Della Chiaje. Il s'agit en fait d'un *Alcyonium palmatum* Pallas, l'*Alcyonium digitatum* n'étant pas connu en Méditerranée. Il donne en plus d'une description morphologique, une description sommaire de l'anatomie qu'il a établie probablement en disséquant l'animal. Il a observé la conformation des ovaires, des testicules et des spermatophores. Claparède place ces animaux parmi les Copépodes parasites.

Olsson en 1868 retrouve *Lamippe rubra* Bruzelius dans la mer de Bohus. L'état de contraction de ses spécimens est tel qu'il les interprète comme un état plus évolué. Il trouve dans *Alcyonium digitatum* Della Chiaje une espèce de Lamippide qu'il appelle *Enalcyonium rubicundum*, où il distingue des formes jeunes à pattes abdominales très rudimentaires et des formes adultes sans pattes abdominales et avec une furca très profondément simplifiée. Il avait vu les femelles d'une espèce et les mâles d'une autre. De Zulueta a appelé ces deux espèces *Lamippe rubicunda* (Olsson) et *L. olssoni* de Zul. (= *Enalcyonium rubicundum* Olsson, partim). La 1ère espèce a une furca à 6 digitations, la 2ème espèce une furca très régressée.

En 1882 Joliet trouve à Menton une espèce nouvelle qu'il appelle *Lamippe duthiersi* dans un *Paralcyonium elegans* Milne Edwards. En plus d'une étude morphologique très fine, il donne une bonne documentation sur le système musculaire, l'appareil digestif, le système nerveux, les appareils génitaux mâle et femelle; il décrit quelques aspects du comportement.

T. et A. Scott en 1895, ignorant les travaux sur les Lamippes, créent le genre *Alcyonicola*. Ils assimilent leur *A. fusiformis* à *Lamippe proteus* Clap. en 1896. Plus tard, ils appellent une deuxième espèce, trouvée dans le même hôte que leur „*L. proteus*” (qui est bien *E. rubicundum* Olsson), *Lamippe forbesi*.

Versluys (1902a, 1902b, 1906) signale des Copépodes apparentés aux Lamippes dans des polypes anormaux de l'Alcyonaire *Chrysogorgia flexilis* (Wright et Studer).

En 1914, Gravier définit le genre *Isidicola*, responsable de petites galles que l'on observe sur certains Isidae.

Deux publications récentes apportent une intéressante documentation sur les Lamippides. Heegaard (1949) trouve sur *Gersemia rubiformis* par 63° 06' N et 56° 00' W, à la profondeur de 2258 m, un Copépode qu'il assimile à *Lamippe rubra* Bruzelius. Il pense que *L. rubra* ssp. *decolor* de Zulueta est si différente de *L. rubra* que l'on doit faire de cette variété claire une espèce nouvelle, le *Lamippe decolor*. Le *L. decolor* Heegaard n'est pas une espèce justifiée, et la comparaison des planches de Bruzelius et de de Zulueta montre que ces deux auteurs ont étudié la même espèce, les hôtes de ces deux formes étant d'ailleurs les mêmes. Je les ai retrouvées toutes deux dans des *Pennatula phosphorea*; la pigmentation passe du rouge orangé au blanc jaunâtre avec des intermédiaires; il n'est donc pas nécessaire de faire deux espèces et nous ne conserverons que le *Lamippe rubra* Bruz. Le Copépode trouvé par Heegaard dans les *Gersemia rubiformis* constitue une espèce nouvelle que j'appellerai *Enalcyonium heegaardi*¹⁾. Les spécimens décrits sont en effet très différents de *Lamippe rubra* Bruz.; la furca de *E. heegaardi* est très simplifiée et les pattes thoraciques présentent beaucoup moins de griffes. Les dessins de Bruzelius sont d'une très grande exactitude et d'une excellente interprétation.

Humes en 1957 décrit le *Lamippe concinna* parasite de *Virgularia schultzei* Kükenthal. Il a trouvé seize femelles et un mâle; à propos de ce mâle il écrit: „This

¹⁾ La présence de maxillipèdes chez *L. rubra* en fait un genre spécial et il est nécessaire de placer les anciens *Lamippe* dans le genre *Enalcyonium*.

ecimen (is) somewhat contracted and showing definite segments . . .". Cette segmentation me paraît être un artéfact de fixation, que j'ai très souvent observé dans cette famille lorsqu'on emploie le formol. Les mouvements péristaltiques sont fixés et donnent à l'animal une apparence segmentée, quand le séjour dans la liqueur éclaircissante acide a été trop court ou s'est effectué à température insuffisamment élevée. Il n'y a probablement pas de dimorphisme sexuel chez *L. concinna*; la partie dominale de la ♀ peut être plus massive et plus longue que celle du ♂, les oviposites étant très souvent volumineux; ceci est le cas de la plupart des Lamippides, comme l'avait déjà observé de Zulueta.

J'ai retrouvé, grâce à l'amabilité de M. le Professeur G. Petit, un dessin de H. de Lacaze-Duthiers signalé par L. Joliet et décrit par ce dernier sous le nom de *Lamippe alcyonii*: ce Copépode ressemble à *E. rubicundum* décrit plus loin, mais chaque branche de la furca porte 4 longues digitations coniques contrairement à cette espèce qui n'en porte que trois. Il est difficile d'admettre que l'excellent observateur que fut Lacaze-Duthiers ait dessiné 4 fois de suite une digitation en trop; il est donc possible que l'espèce *E. alcyonii* définie par Joliet garde sa valeur.

Dans une note récente (Bouligand & Delamare, 1959a), la femelle de l'espèce *Oncaresia mammillifera* de Zulueta a été décrite. De Zulueta ne connaissait que le mâle de ce Copépode dont la morphologie n'est pas très éloignée de celle des Lamippides normaux au corps en fuseau. La femelle est recouverte d'un tégument épais, s'aminçissant au niveau d'expansions latérales rayonnantes, de forme cylindro-conique lui donnant un aspect très particulier. Sa partie ventrale est toujours tournée vers l'extérieur de l'hôte; quand un polype est contracté sur une femelle et si le ronger, le petit couvercle formé par la convergence des spicules rayonnants formant la calice se sépare de celui-ci, et la femelle parasite apparaît avec ses bras à l'extérieur et peut se confondre au premier abord avec un polype. Ce cas est assez rare. Des stades jeunes femelles endoparasites également ne diffèrent du mâle que par la présence d'expansions latérales, petites encore, et ont été l'objet d'une note récente à l'Académie portant également sur les *Lamipella* (B. & D., 1959b).

Les différents travaux connus sur cette famille n'avaient pas mis en évidence de dimorphisme sexuel, et n'avaient pas soulevé le problème de la spécificité parasitaire qui semblait rigoureuse pour toutes les espèces étudiées jusqu'alors.

Les hôtes

Aucune révision complète des espèces d'Octocoralliaires connues dans les mers de Roussillon n'a encore été faite; je présente ici la liste des hôtes où j'ai trouvé des Lamippides; les déterminations ont été faites par Madame Tixier-Durivault. Les hôtes ont été chalutés régulièrement sur des fonds sableux de 40 à 200 m de profondeur, près de Banyuls. Les Gorgonaires et les *Rolandia* qui les entourent ont été obtenus par dragages ou par des récoltes de plongeurs bénévoles en scaphandre autonome.

Les types des différentes espèces de Copépodes parasites étudiées ici sont déposés au Muséum d'Histoire Naturelle de Paris.

Hôte	Parasite
<i>Alcyonium palmatum</i> Pallas	<i>Enalcyonium rubicundum</i> Olsson <i>Lamippina aciculifera</i> (de Zul.) <i>Lamippella faurei</i> B. & D.
<i>Alcyonium acaule</i> Marion	<i>Enalcyonium rubicundum</i> Olsson <i>Lamippina aciculifera</i> (de Zul.)
<i>Paraerythropodium coralloides</i> (Pall.)	<i>Lamippina aciculifera</i> (de Zul.) <i>Lamippella faurei</i> B. & D.
<i>Paralcyonium elegans</i> (Milne-Edwards)	<i>Enalcyonium dutbiersi</i> (Joliet)
<i>Eunicella verrucosa</i> (Pall.)	<i>Enalcyonium affinis</i> (de Zul.) <i>Lamippella faurei</i> B. & D.
<i>Leptogorgia sarmentosa</i> (Esper)	<i>Enalcyonium pusillum</i> (de Zul.) <i>Enalcyonium sympodii</i> (de Zul.) <i>Lamippina laubieri</i> Bouligand
<i>Rolandia coralloides</i> Lac.-Duth.	<i>Lamippella faurei</i> B. & D.
<i>Paramuricea chamaeleon</i> (von Koch)	<i>Linaresia mammillifera</i> (de Zul.) <i>Enalcyonium parvum</i> (de Zul.) <i>Enalcyonium setigerum</i> (de Zul.)
<i>Veretillum cynomorium</i> Pall.	<i>Enalcyonium pallidum</i> (de Zul.)
<i>Pennatula phosphorea</i> L.	<i>Lamippe rubra</i> Bruz. <i>Enalcyonium chattoni</i> (de Zul.)
<i>Pteroides griseum</i> Bohadsch	<i>Enalcyonium albidum</i> (de Zul.)

Enfin un *Styloblemnion pusillum* (Phil.) renfermait une espèce nouvelle (*Lamippella*); la détermination de l'hôte sera vérifiée ultérieurement.

Cet ensemble montre que les Lamippides parasitent les Octocoralliaires les plus divers, et ceci témoigne en faveur de la grande ancienneté du groupe.

Techniques

Recherche du matériel

J'ai récolté des Lamippides en découpant les hôtes en menus morceaux lavés par un fort courant d'eau de mer sur un tamis. Un petit filet à plancton filtre les eaux de lavage et, parmi les résidus, il arrive de trouver une quantité appréciable de Lamippides.

Analyse morphologique

Après une fixation en général à l'alcool, j'ai observé les différents spécimens dans des préparations au Marc-André, après éclaircissements à 50-70° C pendant quarante minutes. Certaines observations ont dû être faites dans l'eau pure. Certains épaississements chitineux nucaux et de nombreuses perforations du tégument sont décelés par le contraste de phase; dans les préparations éclaircies par un liquide acide, les sclérifications se dédoublent parfois en une couche mince en continuité avec la totalité du tégument non épaissi recouvrant le corps, et en une couche épaisse plus interne; j'ai représenté ces dédoublements sur mes dessins; ils se for-

d'ailleurs d'une manière constante dans chaque espèce. Certains points d'interrogation placés chaque fois que le contour d'une pièce chitineuse s'évanouit ou échappe à l'investigation, correspondent à un amincissement local de la sclérification ou à une disposition particulière des pièces qui rend l'observation difficile; les traits épais figurent le contour des sclérifications; ailleurs, les traits sont plus fins; les pointillés représentent des contours masqués par des formations placées devant eux; les traits discontinus représentent l'épaisseur d'une formation chitineuse vue de profil. Les traits mixtes sont une convention adoptée pour l'épaississement „d" de $p\ 1$ et $p\ 2$ (cf. fig. 2; 3, $p\ 1$) et la rame interne hémisphérique de $p\ 1$ ou $p\ 2$ vue de profil (cf. fig. 3, $p'1$; fig. 2, $p'2$).

J'ai fait de nombreuses comparaisons entre plusieurs préparations de spécimens de même espèce. Il est arrivé souvent que certaines soies échappent totalement alors que l'orientation de l'appendice étudié ne devait pas gêner une bonne observation; ainsi, certaines soies latérales portées par les griffes des pattes n'apparaissent pas sur certains animaux quelle que soit l'orientation de la patte; je ne peux pas savoir s'il s'agit d'un artéfact d'éclaircissement, ou si, au contraire, *in vivo* ils possèdent ou non ces soies latérales; je pense qu'il s'agit d'un artéfact. (J'ai observé des nombres différents de soies sur les antennules de spécimens différents d'une même espèce).

Considérations systématiques

Diagnose de la famille des Lamippidae et des différents genres.

A partir de cette étude, il est possible de donner une diagnose nouvelle de la famille et des genres connus. Nous donnerons en outre un tableau d'ensemble des espèces avec leur principaux caractères ainsi qu'une clé dichotomique inspirée de celle de de Zulueta.

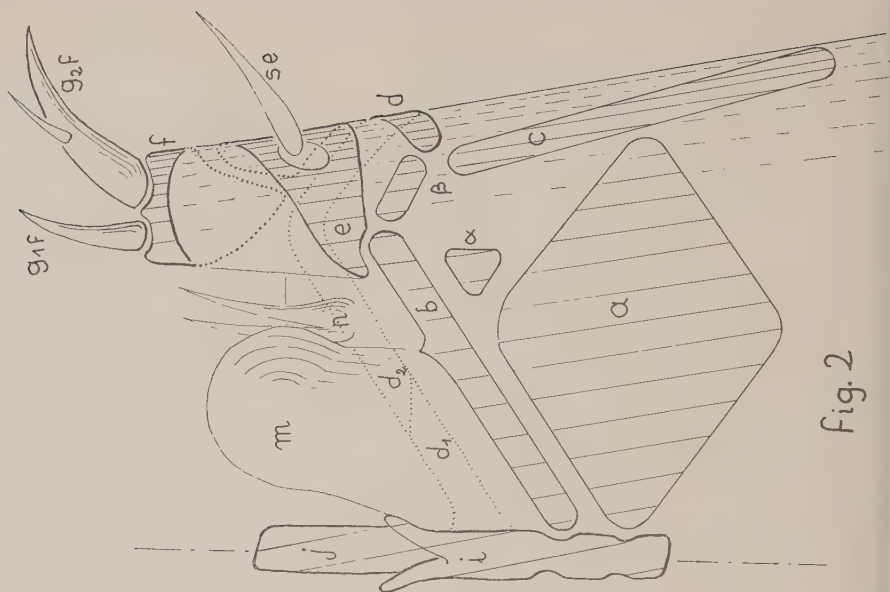
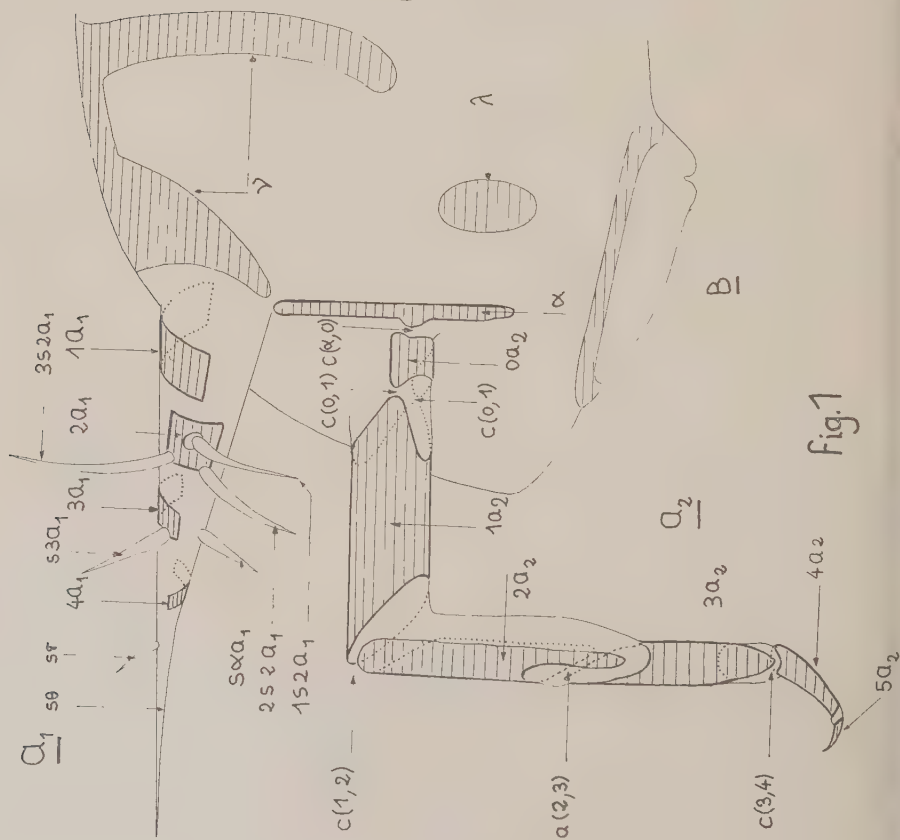
Famille des Lamippidae.

C'est l'ensemble des Copépodes qui sont inféodés à l'état adulte à des Octocoralliaires et se rencontrent en général à l'intérieur de l'hôte; ces stades adultes sont caractérisés par la présence d'antennules, d'antennes et de deux paires de pattes; le complexe buccal est extrêmement modifié et la furca peut être parfois très réduite; la forme en fuseau est la plus généralement répandue.

D'autre part, certains éléments permanents dans la morphologie appendiculaire des stades adultes sont représentés dans les figures 1 et 2 et définissent la famille d'une manière très précise.

Cette famille comprend les cinq genres suivants: Genre *Lamippe* Bruzelius, 1858: Le complexe buccal comporte deux maxillipèdes triarticulés bien individualisés. Pas de rame interne digitée sur $p1$ et $p2$. Sclérifications nucales nettes. Antennes nettement quadriarticulées. Corps très globuleux. Dimorphisme sexuel léger. Espèce-type: *Lamippe rubra* Bruzelius, 1858.

Genre *Lamippina* n.g.: Le complexe buccal comporte deux maxillipèdes triarticulés bien individualisés. Chaque paire de pattes porte une rame interne digitée



plusieurs fois. Dimorphisme sexuel net. Mâle bien plus petit que la femelle (taille différente des sclérifications homologues dans les deux sexes); forme en fuseau. Sclérifications nucales formant un cadre unique très marqué. Espèce-type: *Lamippina aciculifera* (de Zulueta, 1908).

Les trois genres suivants sont caractérisés par l'absence de maxillipède nettement différencié avec trois articles et par le fait qu'ils n'ont pas de rame interne digitée simultanément sur les deux paires de pattes.

Genre *Enalcyonium* Olsson, 1869: Corps en fuseau et parfois globuleux. Sclérifications nucales peu nettes. Pas de dimorphisme sexuel. Antennes nettement 4-articulées. Tégument ne comportant pas de papilles. Furca presque toujours bien développée (sauf chez *E. albidum*). Espèce-type: *Enalcyonium rubicundum* Olsson, 1869.

Genre *Lamippella* Bouligand & Delamare Deboutteville, 1959: Diffère du genre *Enalcyonium* par les antennes 3-articulées au premier abord (par réduction du 2^e article); par le tégument couvert de nombreuses papilles; par les sclérifications nucales et thoraciques bien individualisées en plaques allongées dans le sens transversal et par le corps globuleux. Espèce-type: *Lamippella faurei* B. & D., 1959b.

Genre *Linaresia* de Zulueta, 1908. Dimorphisme sexuel très accusé. Mâle en forme de fuseau portant à l'avant 5 massifs de papilles et à l'arrière une furca faite de 2 branches coniques. La femelle présente des massifs de papilles et une furca analogues, mais son corps est globuleux et porte des expansions latérales cylindriques sautoyantes. Espèce-type: *Linaresia mamillifera* de Zul., 1908.

Tableau donnant une description abrégée de toutes les espèces connues.

J'espère simplifier ainsi les compléments à la diagnose des espèces connues et je pense montrer la grande homogénéité de ce groupe de Copépodes. Les espèces que je ne connais que par la bibliographie sont décrites incomplètement dans ce tableau et les caractères inconnus encore sont marqués de points d'interrogation.

TABLEAU I

Principaux caractères des Lamippidae de Banyuls

- 1 — antennule
 - sa : nombre de soies antérieures
 - sd : nombre de soies dorsales
 - sp : nombre de soies postérieures
 - sσ : préterminale
 - sθ : terminale
- 2 — antenne
 - 3 : d'apparence triarticulée
 - 4 : nettement quadriarticulée
- complexe buccal
 - r : cône buccal semblable à celui de *E. rubicundum*
 - b : semblable à *L. aciculifera*, avec deux maxillipèdes
 - d : dégradé
 - o : réduit à un orifice

	a ₁					a ₂	B	p1			p2			
	sa	sd	sp	sσ	sδ			e	f	ri	e	f	ri	d
<i>Genre Lamippella</i>														
Lamipella sp.*	6	0	3	1	1	3	r	1g 0	3g 0	H	1g 0	2g 0	H	0
L. faurei	5	0	3	1	1	3	r	1g 0	3g 0	H	1g 0	2g 0	H	0
<i>Genre Enalcyonium</i>														
E. albidum	6	0	1	1	1	4	r	0 1s	2g 0	H 0	1s 1g	0 0	H 2s	0
E. rubicundum	5	1	3	1	1	4	r	0 1s	2g 1s	H 0	1s 2g	0 0	H 2s	3di, 2
E. affinis	8	1	3	1	1	4	r	0 1s	2g 0	H 0	0 2g	0 0	H 0	3di, 2
E. pusillum	9	1	2	1	1	4	r	0 0	2g 0	H 0	0 2g	0 0	0 2s	3di, 2
E. setigerum	8	1	3	1	1	4	r	0 1s	2g 1s	H 0	1s 2g	0 0	H 0	0
E. sympodii	6	1	3	1	1	4	r	1g 0	3g 0	0 1g	0 2g	0 0	0 1s	0
E. duthiersi	5	0	1	1	1	4	r	0 1s	3g 0	H 0	1s 2g	0 0	H 2s	5da, 0
E. pallidum	6	1	1	1	1	4	r	0 1s	3g 0	H 0	1s 2g	0 0	H 0	?
E. chattoni	5	1	1	1	1	4	r	1g 0	3g 0	H 1g	0 2g	0 0	H 2s	5da, 0
E. parvum	6	1	3	1	1	4	d	0 0	3g 0	0 0	0 2g	0 0	0 2s	5da, 0
<i>Genre Lamippe</i>														
L. rubra	7	1	1	1	1	4	b	5g, 0s		0	4g, 0s		0 0 5da	
<i>Genre Lamippina</i>														
L. aciculifera	7	1	0	1	1	4	b	5g, 3d		d	3 ou 2g, 4d		d 0	5da,
L. laubieri	7	0	0	1	1	4	b	5g, ?		d	3g, ?		d 0	5da,
<i>Genre Linaresia</i>														
L. mamillifera	huit soies					4	t	2g 2s		0	2g 0		0 0 0,3s	
♂ et jeune ♀	" "					4	t	0 0		0	0 0		0 0 0,3s	
♀ adulte	" "					4	t	0 0		0	0 0		0 0 0,3s	
Espèces non étudiées: toutes du genre <i>Enalcyonium</i>														
E. proteum	3	?	?	3	?	1	4	?	2g	2s	?	2g	0	?
E. olssoni	?	?	?	?	?	?	4	?	?	?	?	?	?	?
E. forbesi	?	?	?	?	?	?	4	?	4g	?	?	3g	?	?
E. alcyonii	?	?	?	?	?	?	4	?	2g	?	H	2g	?	H 2s
E. heegaardi	5	1	?	?	?	1	4	?	3g	0	H	3g	0	H 0, 2s
E. concinnum	7	1	2	1	1	1	4	r?	2g	2s	?	2g	1s	?

* Voir note p. 268.

p1 et p2 — pattes 1 et 2

e et f : sclérites de l'exopodite

ri : rame interne

g : griffe

s : soie

H : signifie que la rame interne est hémisphérique

0 : signifie qu'elle est absente

g et s : représentent le nombre de griffes et soies

furca
 s : le nombre de soies
 d : le nombre de digitations
 di : digitation inerme
 da : digitation aciculifère

é dichotomique des Lamippides de Banyuls-sur-Mer

- Cinq massifs hémisphériques, portant de nombreuses papilles, placés à l'avant du corps . . .
 genre *Linavesia*,
 seule espèce connue *L. mamillifera* de Zul., parasite de *Paramuricea chamaeleon* (von Koch).
- Lamippides ne présentant pas de massif papillaire 2.
- Furca à digitations 3.
- Furca sans digitations 9.
- Digitations inermes (sans acicule rétractile), contractiles par irritation 4.
- Digitations aciculifères (acicules rétractiles); le plus souvent les acicules sont sortis et visible sur le vivant 6.
- Rame interne hémisphérique sur p 2 5.
- Pas de rame interne hémisphérique sur p 2 *Enalcyonium pusillum* (de Zul.),
 parasite de *Leptogorgia sarmentosa* (Esper). (Sur les spécimens fixés et éclaircis, une constriction médiane est très caractéristique).
- L'exopodite de p 1 et p 2 présente deux soies uncinées ou griffes égales
Enalcyonium affinis (de Zul.),
 parasite d'*Eunicella verrucosa* (Pall.)
- L'exopodite de p 1 et p 2 présente deux soies uncinées ou griffes dont l'une est de largeur bien inférieure à la moitié de l'autre *Enalcyonium rubicundum* (Olsson),
 parasite d'*Alcyonium palmatum* Pall., d'*A. acaule* Marion et d'*A. digitatum* L. de l'Atlantique.
- Espèce à 5 griffes sur p 1 et 4 griffes sur p 2 *Lamippe rubra* Bruzelius,
 parasite de *Pennatula phosphorea* L. (Cette espèce est également caractérisée par la présence d'un organe furcal impair — ventral juste en avant de l'anus — et portant 2 épines majeures et 1 épine mineure plus antérieure; cet organe est surtout développé chez le ♂).
- Espèce à 5 griffes sur p 1 et 2 (♀) ou 3 (♂) griffes sur p 2 *Lamippina aciculifera* (de Zul.),
 parasite d'*Alcyonium palmatum* Pall., *A. acaule* Marion et *Paraerythropodium coralloides* (Pall.)²⁾
- Espèce à 4 griffes sur p 1 et 3 griffes sur p 2 *Enalcyonium chattoni* (de Zul.),
 parasite de *Pennatula phosphorea* L. (Cette espèce porte des acicules rétractiles très fins hérissant toute la surface du corps à l'état vivant).
- Espèce à 3 griffes sur p 1 et 2 griffes sur p 2 7.
- P 1 sans rame interne hémisphérique *Enalcyonium parvum* (de Zul.),
 parasite de *Paramuricea chamaeleon* (von Koch).
- P 1 présentant une rame interne hémisphérique 8.
- Chaque patte porte deux soies et a 2 porte deux petites soies placées à chaque extrémité du segment précédant la griffe terminale *Enalcyonium duthiersi* (Joliet),
 parasite de *Paralcyonium elegans* M. Edw.
- Lamippide ne présentant pas ces caractères *Enalcyonium pallidum* (de Zul.),
 parasite de *Veretillum cynomorium* Pall.
- Branches de la furca à 5 soies; organe furcal impair ventral, juste en avant de la furca, avec 2 épines *Enalcyonium setigerum* (de Zul.),
 parasite de *Paramuricea chamaeleon* (von Koch).
- Branche de la furca à 4 soies 10.

¹⁾ Une espèce très voisine, *L. laubieri*, parasite *Leptogorgia sarmentosa* (Esper.).

- c. Branche de la furca à 3 soies *Lamippella faurei* B. 2
 parasite d'*Alcyonium palmatum* Pall., *Paraerythropodium coralloides* (Pall.), *Eunurus verrucosa* (Pall.) et *Rolandia coralloides* Lac-Duth. (Cette espèce est très caractérisée par des rangées circulaires de papilles disposées sur la partie renflée postérieure du corps).
- d. Branche de la furca à 2 soies; papilles dispersées sur tout le corps *Lamippella n. sp.*
- 10a. 4 griffes sur p 1 et 3 griffes sur p 2 *Enalcyonium sympodii* (de Zetl.)
 parasite de *Leptogorgia sarmentosa* (Esper).
- b. 2 griffes sur p 1 et 1 griffe sur p 2 *Enalcyonium albidum* (de Zetl.)
 parasite de *Pteroides griseum* Bohadsch.

2. ÉLÉMENTS PERMANENTS DE LA MORPHOLOGIE DES LAMIPIIDES — ÉTUDE D'UNE ESPÈCE TYPIQUE: ENALCYONIUM RUBICUNDUM OLSSON.

Cette espèce a été choisie pour définir l'architecture typique des Lamippides; elle est en effet assez facile à analyser: les spécimens sont de grande taille et les sclérifications sont très nettes; ce matériel est facile à obtenir, car il est très fréquent chez les Alcyons.

D'autre part, l'étude de *Lamippe rubra* Bruzelius montre que ce Copépode appartient à un genre absolument différent de tous les autres Lamippides connus jusqu'à ce jour. La diagnose de la famille et des genres donnée ci-dessus est suffisante pour s'en convaincre. J'ai donc été obligé de reprendre le genre *Enalcyonium* pour recevoir l'espèce qui sera décrite dans les pages suivantes.

Généralités

Chacun des appendices garde la trace d'une articulation ancestrale représentée par des épaisissements chitineux dont l'interprétation est délicate; ces sclérites présentés dans mes dessins peuvent être homologués en général d'une espèce à l'autre; ceci montre la grande homogénéité de la famille. Je pourrai donc désigner les sclérites par des symboles valables pour toute la série étudiée; ces éléments permanents de la morphologie des Lamippides seront repérés par les conventions suivantes:

1°/ Pour *a1* et *a2*, où l'articulation est restée assez nette, je désignerai par *a1*, 2, 3 les sclérites rencontrés dans l'ordre du plus proximal au plus distal, faisant suivre ce chiffre de *a1* ou *a2* si cela est nécessaire. Certains épaisissements petits, pouvant échapper à ce procédé de repérage sont représentés par les lettres *a*, *b*, *c*

2° Les sclérites portés par *p1* et *p2* peuvent être homologués en général entre ces deux appendices et entre les différentes espèces; leur disposition est complexe et il est vain de les classer du plus proximal au plus distal. Ces épaisissements sont désignés par *a*, *b*, *c* suivis parfois de *p1* ou *p2*, ceci conformément au schéma d'ensemble donné sur la fig. 2.

3°/ Les sclérites non homologuables d'un appendice, sont notés par une lettre grecque suivie du nom de l'appendice s'il y a lieu.

³) Cette espèce, qui est nouvelle, sera décrite dans une note ultérieure; elle parasite un peuplier Sclerobelemnidae.

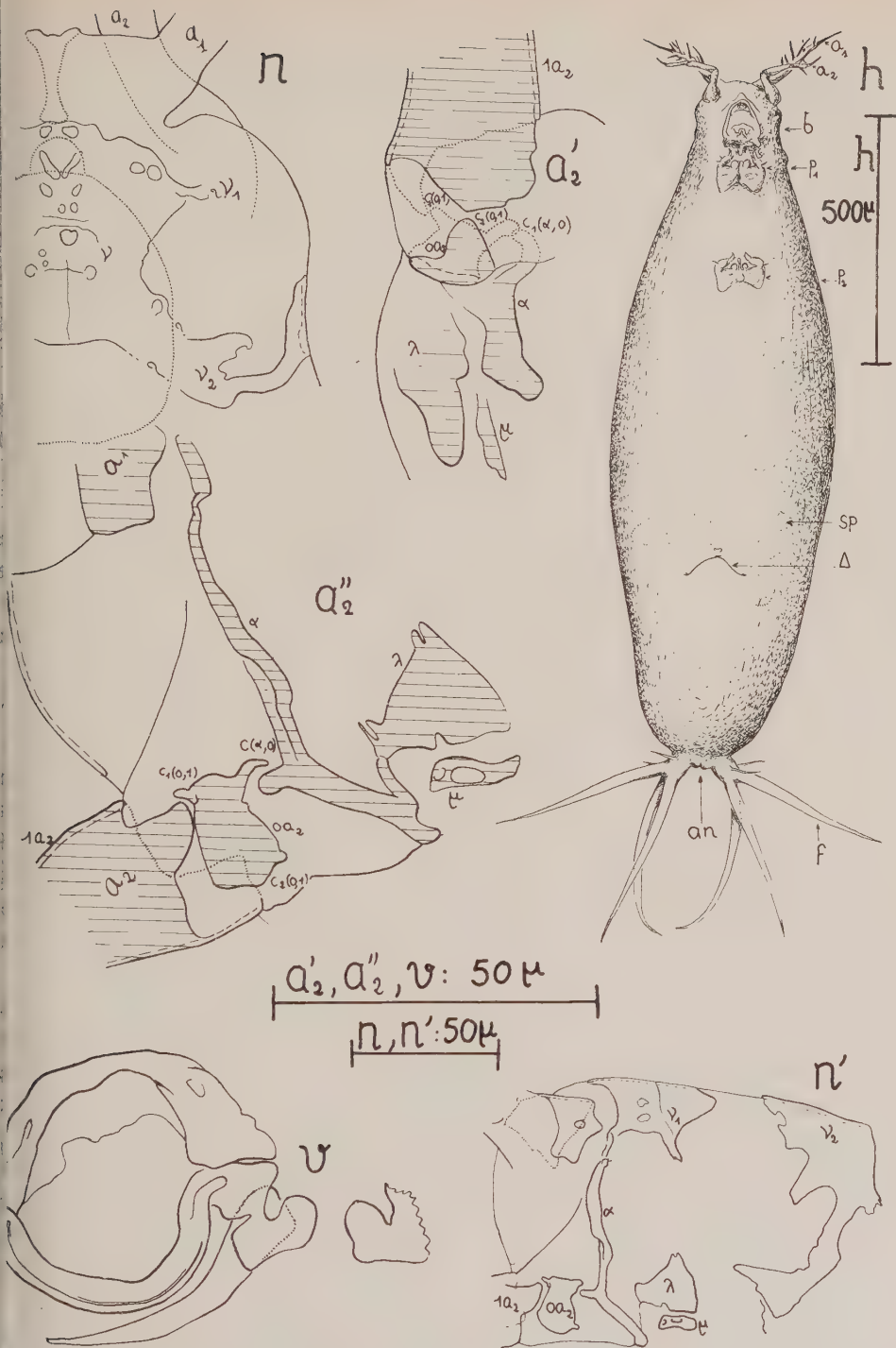


Fig. 3. *Enalcyonium rubicundum* Olsson. h, habitus ♂; n, partie droite des épaissements chitineux nucaux; n', vue latérale des ornements nucaux; a'2, insertion de a2, vue ventrale; a''2, insertion de a2, vue latérale; v, vulve ovigère droite.

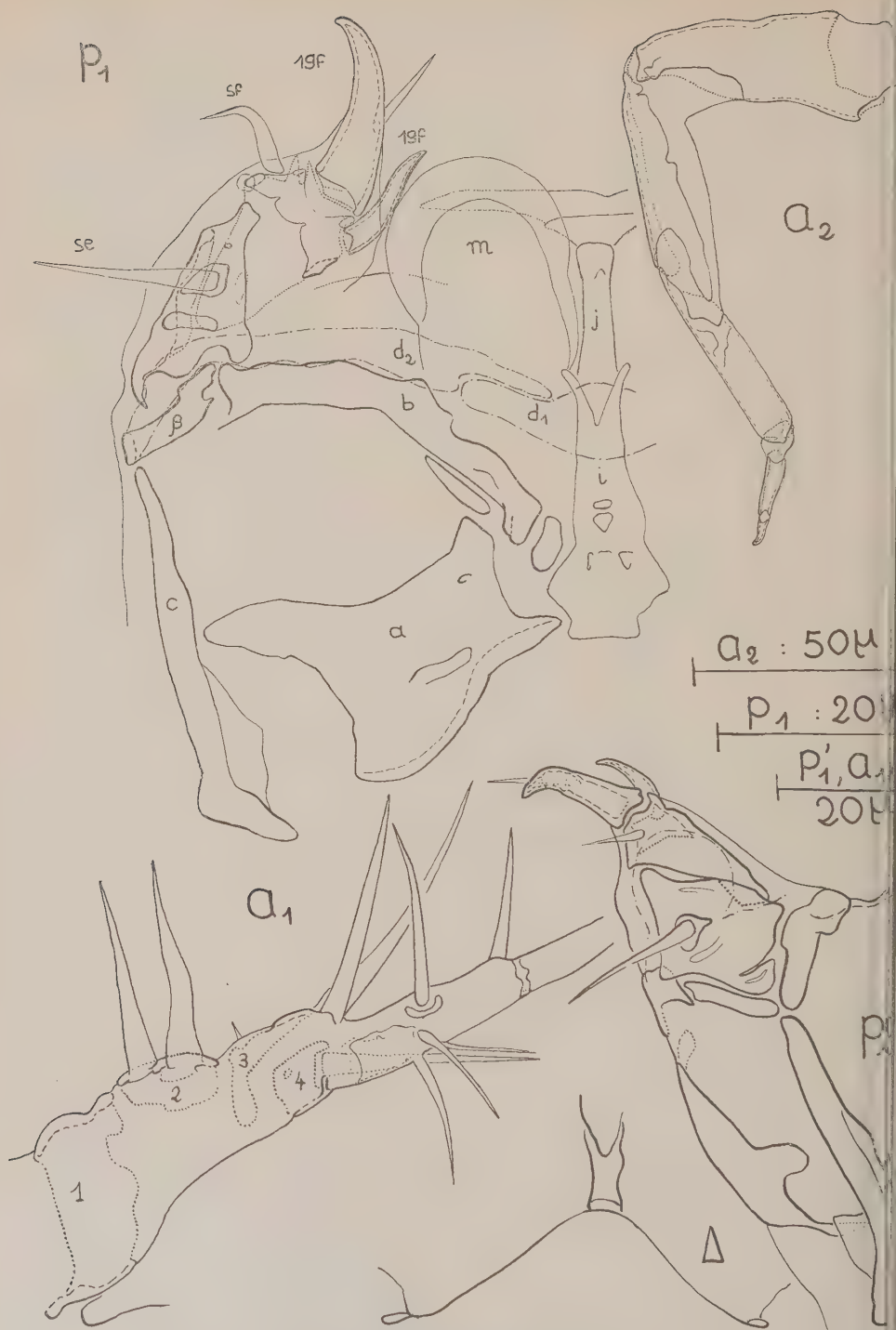


Fig. 4. *Enalcyonium rubicundum* Olsson. p_1 , vue ventrale de la première patte droite; p'_1 , vue ventrale de la première patte gauche; a_1 , vue ventrale de l'antennule; a_2 , vue ventrale de l'antenne; Δ , fente de déhiscence des spermatophores.

4°/ Les appendices peuvent porter des soies ou poils sans épaississement marqué de la chitine (la chitine, le long de ces formations, me semble moins épaisse que la chitine recouvrant le corps dans les régions abdominales non sclérifiées). On observe sur les soies une chitine moins épaisse que la chitine du tégument déjà mince, et remarquable par la souplesse et l'élasticité nécessitée par le péristaltisme. Ces soies seront désignées par la lettre "s" suivie du symbole de l'épaississement chitineux auquel elles sont attachées. Les griffes (ou soies subulées de de Zulueta) seront désignées par "g" et le nom de l'épaississement; si l'épaississement porte plusieurs soies ou griffes, nous ferons précéder la lettre "s" ou "g" par une chiffre significatif afin de respecter les homologues. Les soies que l'on ne sait pas homologuer seront désignées par "s" suivi d'un chiffre dans l'ordre de la plus proximale à la plus distale (cf. fig. 1).

5°/ Si des soies ou des griffes ne sont supportées par aucun épaississement reconnaissable, nous pourrions les désigner par "s" suivi d'une lettre grecque, si des homologues sont néanmoins possibles; on doit de tout façon penser que des faits nouveaux pourront infirmer certaines d'entre elles. Je considère cette nomenclature comme provisoire, et je l'établis surtout comme un moyen de repérage d'une formation caractéristique d'une espèce (cf. *sa a1*: fig. 1.)

6°/ Certains épaississements chitineux se rencontrent sur le corps en dehors des appendices: je les désignerai par des lettres grecques seules. (cf. λ et ν , fig. 1.)

7°/ Les articulations entre deux épaississements sont notées "a" ou "c" suivant qu'il s'agit d'une arête articulaire ou d'un condyle articulaire, ces lettres "a" ou "c" seront suivies d'une parenthèse où seront inscrits les symboles des deux épaississements séparés par une virgule (cf. fig. 1).

8°/ Toutes les formations particulières à une espèce, et ne pouvant être homologuées, recevront leur symbole à propos de chaque espèce.

J'ai résumé les principales de ces conventions dans deux schémas (fig. 1 et 2). Ainsi sur la structure du complexe céphalique, indiquée dans la fig. 1, on peut observer sur l'antennule *a1* différentes soies attachées sur les articles *2a1*, *3a1* ou indépendantes de ceux-ci; on voit sur *a2* les noms des condyles articulaires $c(1,2)$ et $c(3,4)$ et de l'arête articulaire $a(2,3)$.

Les antennules et les antennes sont d'un type très classique pour les Copépodes; Heegaard a étudié d'assez près le complexe buccal du Lamippide dont il a donné la description. Il a observé comme nous les fortes mandibules et les maxillipèdes (fig. 6), mais il n'a pas dessiné les formations que nous serions tenté d'assimiler aux maxilles. D'après ce type de structure, Heegaard pense que les Lamippides pourraient être rapprochés des *Sarcotaces* ou peut-être des *Herpyllobiidae*.

La structure des pattes est complexe, mais on peut reconnaître à coup sûr un exopodite porteur de griffes et de quelques soies parfois. Il existe très souvent une rame interne portant plusieurs soies ou digitations chez les *Lamippina* et réduite à un lobe hémisphérique chez la plupart des *Lamippe* et *Lamippella*. Cette rame interne est considérée comme un endopodite par de Zulueta; elle s'attache à la patte sur les épaississements *b* et *i* (fig. 1); *i* est impair et représente

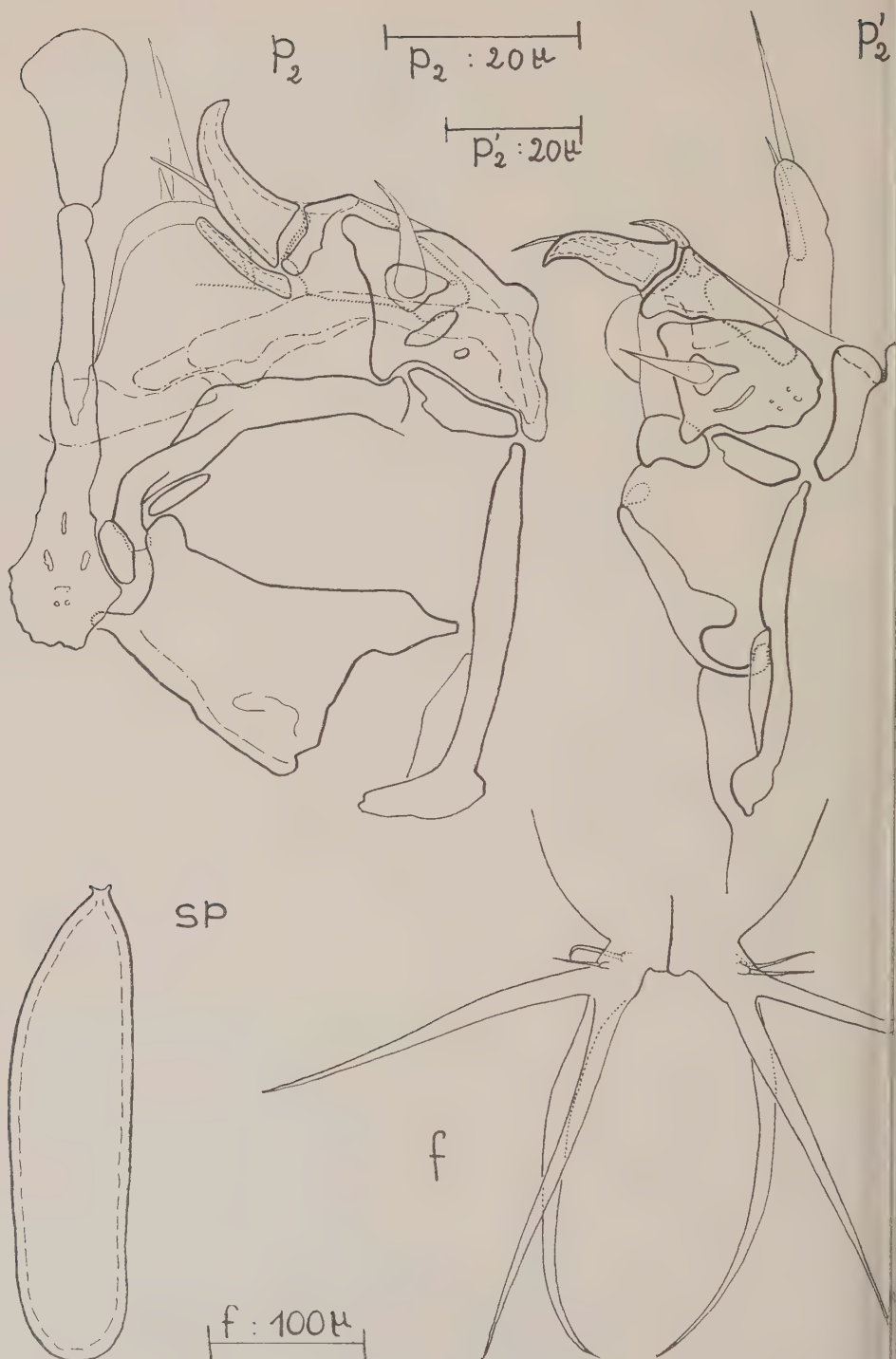


Fig. 5. *Enalcyonium rubicundum* Olsson. p_2 , vue ventrale de la 2^o patte; p'_2 , vue latérale de 2^o patte; sp , spermatophore; f , furca.

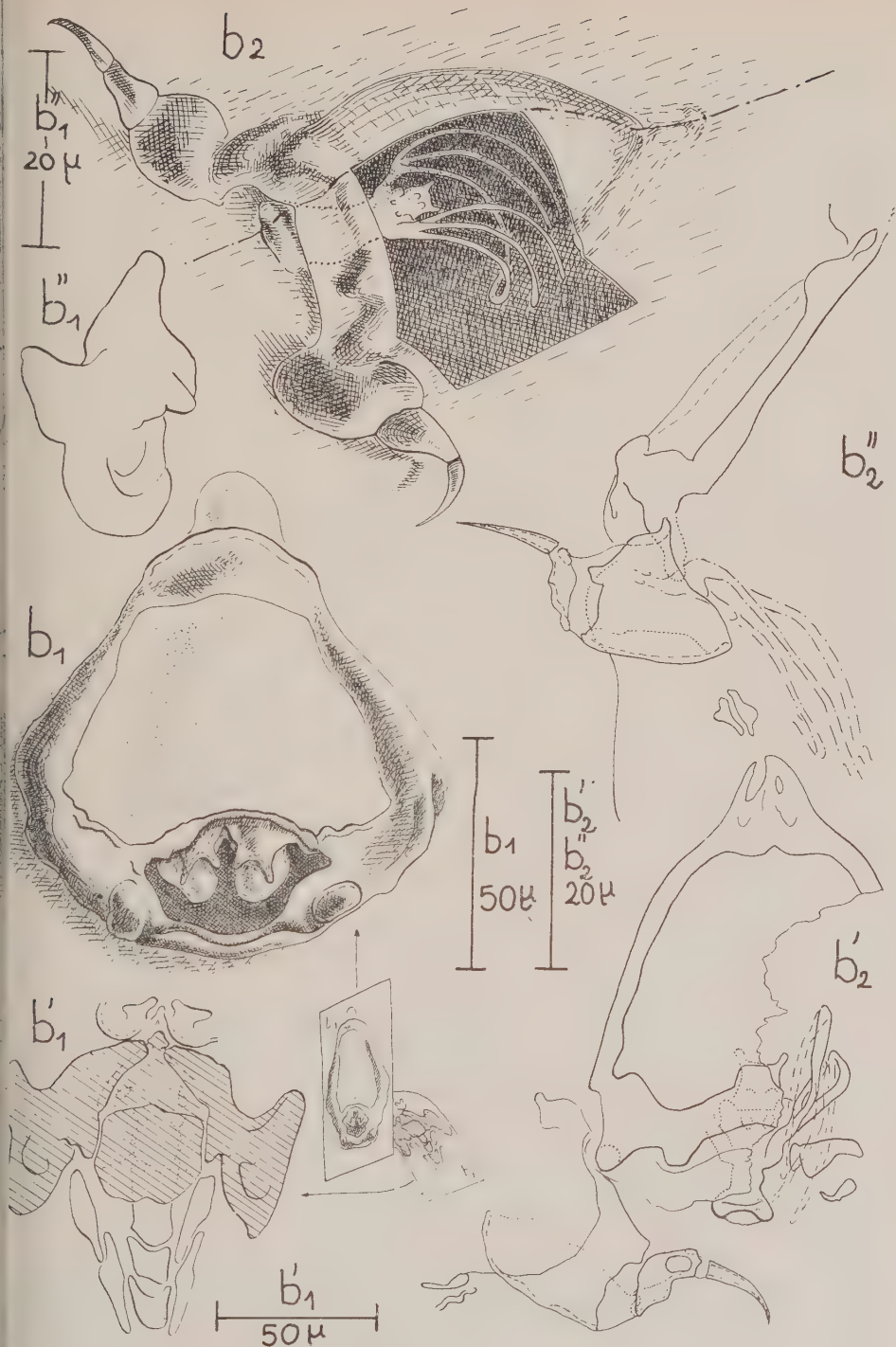


Fig. 6. Le complexe buccal des Lamippides. b_1 , schéma du cône buccal d'*Enalcyonium rubicundum* (Gibson); b'_1 , dessin de la dissection des parties internes du complexe buccal d'*E. rubicundum*; b''_1 , dessin de la mandibule présumée d'*E. rubicundum*; b_2 , schéma du cône buccal de *Lamippina aciculifera* (De Zul.), avec ses deux forts maxillipèdes; b'_2 et b''_2 , dessins du complexe buccal de *L. aciculifera*, vu ventralement et latéralement.

peut-être un syncoxite. Il est alors difficile d'interpréter cette rame interne comme un endopodite, puisqu'elle s'attache sur un sclérite plus proximal que le basipodite. Cette rame interne *m*, hémisphérique, absente chez certains Lamippides, pourrait être d'origine secondaire; son aspect est souvent glandulaire.

Il faut noter en outre que les rames internes, munies de 2 soies, en général désignées par "*n*" sur le schéma d'ensemble (fig. 2), et assez fréquentes dans cette famille pourraient être les homologues de la rame interne digitée des *Lamippina* (genre que nous décrirons dans la note no. 4, fig. 10). En effet, ces formations ont ceci de commun, de ne pas être attachées au sclérite impair *i*; les rames internes hémisphériques peuvent donc ne pas être homologues des rames digitées des *Lamippina*.

Description

Matériel étudié représenté sur les figures 3, 4, 5 et 6:

spécimen A d'après le quel ont été exécutés les dessins *b*, *n*, *a1*, *a2*, *p1*, *p2*, Δ , *sp*,

spécimen B " " " " " " " " "*n'*, *p'1*, *p'2*.

spécimen C " " " " " " " " "*v*.

spécimens D, E, F, G, H d'après les quels ont été exécutés les dessins du complexe buccal.

Hôtes: *Alcyonium palmatum* Pallas et *A. acaule* Marion.

Les dimensions sont difficiles à définir, car le péristaltisme est tel que j'ai vu certains spécimens quadrupler leur longueur en quelques secondes. Monsieur Jean Painlevé a réalisé un film qui explicite admirablement ces extraordinaires variations de longueur.

Un *E. rubicundum* peut dépasser 3,5 mm; les moyennes à l'état fixé sont pour le mâle 1,2 mm de longueur et 0,2 à 0,3 mm de largeur; pour la femelle 1,4 mm de longueur et la même largeur.

Coloration le plus souvent rouge orangée; parfois le rouge est violent. Certains spécimens sont plus clairs et certains presque incolores; la partie céphalique du fuseau et la furca ne sont pas colorées et restent translucides.

Aspect et mouvement (fig. 3, *b*). L'animal présente l'aspect d'un fuseau passant de l'avant vers l'arrière une antennule (*a1*) peu mobile, une antenne (*a2*) battant parfois très rapidement dans le plan parasagittal passant par la charnière, un complexe buccal (*B*) en forme de triangle isocèle et deux paires de pattes (*p1*, *p2*) dont les mouvements sont liés; le battement de la patte postérieure précède celui de la patte antérieure; ils se font également dans des plans parasagittaux. Dans la partie postérieure du fuseau on observe soit une fente de libération (Δ) pour les spermatophores (*sp*), soit deux vulves ovigères (*v*) chez la femelle situées comme Δ , à mi-chemin entre la partie la plus bombée du corps et l'antennule. Le fuseau porte à son extrémité postérieure une furca dont chaque branche porte trois digitations coniques contractiles; l'irritation de ces extrémités les fait

enrouler sur elles-mêmes d'une manière désordonnée en général. Parfois elles se mettent en ressort spiral ou en hélice conique, l'extrémité de la digitation occupant alors le centre de la spirale ou le sommet du cône.

Tête. Un léger rétrécissement semble séparer la partie du corps portant $a1$, $a2$ et B ; il est appuyé par les épaissements chitineux $v2$ (cf. fig. 3, n' et $a''2$).

Oeil nauplien vivement coloré en rouge, moins orangé que les pigments du corps.

Antennule ($a1$ dans fig. 4). Les mouvements de cet appendice étant assez restreints, on peut distinguer, d'après la disposition qu'il a sur son habitus, les côtés antérieur, postérieur, ventral et dorsal. Une partie proximale cylindro-conique porte les quatre épaissements: $1a1$, $2a1$, $3a1$, $4a1$.

$2a1$ porte deux grandes soies $1s\ 2a1$ et $2s\ 2a1$. — $3\ a1$ porte deux grandes soies $1s\ 3a1$ et $2s\ 3a1$. — Plus en avant de ces deux dernières soies, une toute petite soie ne montre aucune attache précise au segment $3a1$ et je l'appellerai $sa\ a1$. Ces cinq soies sont toutes antérieures et dirigées perpendiculairement à la direction générale de l'antennule. $4a1$ porte $s4a1$ qui est dorsale.

Une partie distale de l'antennule, cylindrique à base moins large que la précédente porte les sclérites $5a1$, $6a1$, $7a1$. $5a1$ porte $1s5a1$, $2s5a1$ et $3s5a1$ dirigées postérieurement. $6a1$ porte une soie $s6a1$ antérieure, cette partie distale est terminée par 2 soies qui ne sont attachées à aucun segment et que nous désignerons par $soa1$ (soie préterminale) et $s\theta a1$ (soie terminale). Dans l'ensemble on peut mettre en évidence: 5 soies antérieures ($1s2a1$, $2s2a1$, $sa a1$, $1s3a1$, $2s3a1$), 3 soies postérieures ($1s5a1$, $2s5a1$, $3s5a1$), 1 soie dorsale ($s4a1$), 1 soie terminale ($s\theta$) et 1 soie préterminale ($s\sigma$). Les épaissements chitineux de la partie proximale sont tous dorsaux.

Antennes ($a2$ dans les figures 3 et 4). Dans toutes les espèces j'ai trouvé 4 articles que je désignerai par $1a2$, $2a2$, $3a2$, $4a2$ et $5a2$; $4a2$ et $5a2$ représentent le dernier article en forme de griffe qui semble toujours biarticulée. $1a2$ est cylindrique et possède une arête articulaire proximale et un condyle articulaire distal. $2a2$ a la forme d'une gouttière et présente un condyle articulaire proximal et une vaste encoche distale où s'engage une saillie de $3a2$ constituant une articulation peu nette par arête. $3a2$ est cylindrique et porte un épaissement proximal marqué en forme de Y, se prolongeant par une saillie s'engageant dans l'encoche de $2a2$ et porte distalement un condyle articulaire où s'appuie la griffe formée de $4a2$ et $5a2$. Entre $3a2$ et $4a2$ existent deux petits épaissements (a le plus petit et b le plus gros) qui rentrent légèrement à l'intérieur de $3a2$ par un repli intérieur de la mince chitine qui les environne.

$A2$ porte à sa base un épaissement quadrangulaire $0a2$ muni de deux condyles articulaires distaux et d'un condyle proximal articulé sur l'épaissement α (fig. 3: $0'2$, $a''2$, n').

Ceci définit l'ensemble des articulations suivantes: $c\ (\alpha, 0)$, $c1\ (0,1)$, $c2\ (0,1)$, $c\ (1,2)$, $a(2,3)$, $c(3,4)$.

Pattes ($p1$ et $p'1$, $p2$ et $p'2$ dans les figures 4 et 5). La paire $p1$ est symétrique

par rapport aux épaississements chitineux notés i et j sur notre schéma. Chaque patte est constituée d'une masse basale grossièrement hémisphérique portant une rame cylindrique extérieure munie de deux griffes $1gf$ et $2gf$ et deux soies sf et se et une masse m presque sphérique plus interne dont de Zulueta nous dit que elle constitue un endopodite. — La paire $p2$ a la même structure, mais la rame externe ne porte qu'une seule soie se et il existe derrière m , une digitation n dépourvue d'épaississements chitineux et munie de deux soies de tailles inégales $1sn$ (la grande) et $2sn$. Les différents épaississements sont représentés sur les figures 4 et 5 et schématisés sur la figure 2. Les différentes articulations peuvent être symbolisées par $a(d,e)$; $a(e,f)$; $a(d1,d2)$ (arêtes articulaires) et $c(i,a)$; $c(i,b)$; $c(b,e)$ (condyles articulaires).

Lorsqu'une patte effectue son mouvement vers l'avant, $d2$ pivote vers l'avant autour de l'articulation $a(d1,d2)$ — le mouvement peut être accentué par la rotation de la rame externe autour de $a(d,e)$ et f a encore la possibilité de tourner vers l'avant par rapport à e autour de $a(e,f)$; pendant un tel mouvement le plan défini par les épaississements a et b tourne autour de i selon la ligne définie par les condyles $c(i,a)$ et $c(i,b)$ et finit par être freiné vers l'avant par l'articulation $c(b,e)$.

Le complexe buccal (B dans fig. 6) comprend un cadre chitineux triangulaire supportant une fine membrane derrière laquelle des muscles très puissants attachés au sommet du cadre peuvent, par leur contraction, soulever la partie supérieure du stomodeum et permettent ainsi des phénomènes de succion; au sommet du triangle chitineux, il y a une petite glande sphérique en saillie; la base du cadre se dédouble en deux lames chitineuses constituant les lèvres supérieure et inférieure; de chaque côté de la lèvre inférieure, existe un fort mamelon très rigide, pouvant représenter un maxillipède réduit.

La structure interne du complexe buccal n'est pas simple; on peut reconnaître un tube en forme de col de cygne divisé en deux parties dorsale et ventrale suivant deux génératrices diamétralement opposées de ce tube; la partie dorsale porte une paire d'appendices en forme de dent munie de deux gros tubercules; ces dents sont placées entre la lèvre supérieure et deux gros mamelons; la partie dorsale se termine par une mosaïque de plaques chitineuses; la partie ventrale représentée en grisé est formée de deux plaques médianes; la plaque antérieure porte deux griffes ou épines; la plaque postérieure porte latéralement deux arêtes articulaires où s'attachent deux énormes pièces chitineuses symétriques liées à leur base par un muscle impair qui, par sa contraction les fait pivoter autour de leur arête, — il est possible que ces pièces mobiles représentent des restes de mandibules.

Fente de libération des spermatophores (Δ dans fig. 4) ornementée à la lèvre supérieure d'un épaississement quadrangulaire impair. Les extrémités de cette fente sont marquées également par de légers épaississements.

Vulves ovigères (fig. 3) formées d'un cadre subcirculaire muni d'un dispositif en forme de pince destinée à saisir les spermatophores.

Épaississements chitineux nucaux (n, n' dans fig. 3). On peut les observer

Le contraste de phase; ils présentent une symétrie bilatérale imparfaite. J'ai dessiné la partie droite vue de face (n) et leur partie gauche vue de profil (n'); d'une partie centrale, perforée de trous à disposition incohérente, partent deux paires d'expansions latérales ($v1$ antérieures et $v2$ postérieures).

Épaississements chitineux céphaliques latéraux (fig. 3, n' , $a''2$). L'épaississement (α) présente un très fort condyle articulaire sur lequel s'appuie $0a2$, il possède une extrémité dorsale où s'articule plus ou moins nettement le segment $1a1$; on n'a pas reconnu de rôle précis aux épaississements λ et μ .

SUMMARY

The taxonomy and biology of the Lamippidae, Copepod endoparasites of Octocorals, are still imperfectly known. Thanks to the material obtained during a visit to the Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer, it is now possible to give a revision of the Mediterranean forms, to redefine the genera *Lamippe* Bruzelius, *Enalcyonium* Olsson and *Linaresia* de Zulueta, and to establish two new genera: *Lamippina* and *Lamippella*. Most of the species previously referred to the genus *Lamippe* are now placed in *Enalcyonium*.

The first note contains general considerations on the group, an account of the methods adopted in this study, a table of the recognized morphological characters and a dichotomous key to the determination of the genera and species. A detailed description of the type species of *Enalcyonium rubicundum* Olsson, is given in the second note.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BOUTIGAND, Y. et CL. DELAMARE DEBOUTTEVILLE, 1959a. Le dimorphisme sexuel de *Linaresia mamillifera* Zulueta 1908, Copépode parasite de l'Octocoralliaire *Muricea chamaeleon* von Koch. C. R. Acad. Sci. Paris, **248**: 286-288, 1 fig.
- et —, 1959b. „*Lamippella faurei*” n.g., n.sp. Considérations morphologiques sur la famille des Lamippides, Copépodes parasites des Octocoralliaires. C. R. Acad. Sci. Paris, **249**: 1807-1809, 1 fig.
- BRUZELIUS, R., 1858a. Om en i *Pennatula rubra* lefvande parasit. Stockholm Vet.-Akad. Ofvers., **3**: 181-185, pl. IV.
- , 1858b. Über einen in der *Pennatula rubra* lebenden Schmarotzer. Arch. Naturgesch., **25** (1): 286-290, pl. 9.
- CHAPARÈDE, E., 1867. Miscellanées zoologiques IV. Sur un Crustacé parasite de *Lobularia digitata* Delle Chiaje. Ann. Sci. Natur., (Zool.) **8**: 23-28, pl. 5.
- CRASSÉ, P. P., 1935. Parasite et Parasitisme. (Armand Colin, Paris).
- RAVIER, Ch., 1914a. Sur un type nouveau de crustacé parasite d'Alcyonaire de l'Antarctique Sud-Américaine. C.R. Acad. Sci. Paris, **158**: 354-356.
- , 1914b. *Isidicola antarctica*, Crustacé parasite de quelques Isidae de l'Antarctique Sud-américaine, Deuxième Expédition Antarctique Française (1908-1910). Les Alcyonaires. Appendice: 99-100, figs.
- REGAARD, P., 1949. Notes on parasitic copepods. Vid. Medd. Dansk naturh. Foren., **111**: 235-245.
- JAMES, A. G., 1957. *Lamippe concinna* sp. n. a copepod parasitic in a West African pennatulid coelenterate. Parasitology, **47** (3-4): 447-451.
- LIET, L., 1882. Observations sur quelques crustacés de la Méditerranée. Sur une troisième espèce du genre *Lamippe*: *Lamippe duthiersi*, parasite de *Paralcyonium elegans* M. Edw. Arch. Zool. Exp. Gén., (1) **10**: 101-111, pl. 6.
- OLSSON, P., 1869. Nova genera parasitantia Copepodorum et Platyelminthium. Lund, Univ. Arsskr., **6**, Afdeln. II, VII: 1-6, pl. 1.
- ROTT, T. & A. SCOTT, 1895. On some new and rare British Copepoda. Ann. Mag. Nat. Hist., (6) **16**: 353-362, pl. XVI, figs. 10-14.

- SCOTT, T., 1896. Additions to the fauna of the Firth of Forth. Ann. Rep. Fish. Board Scotland, **14** (3): 158-166, pl. III, IV.
- , 1901. Notes on gatherings of Crustacea collected for the most part by the Fishery Steamer "Garland" and the steam Trawler "Saint Andrew" of Aberdeen and examined during the year 1900. Ann. Rep. Fish. Board Scotland, **19** (3): 235-281, pl. 17-18.
- VERSLUYS, J., 1902a. Over het voorkomen van parasieten in de polypen van eenige diepzee Gorgoniden verzameld door de Siboga Expeditie. Tijdschr. Nederl. Dierk. Ver., (2) **7** (1): III-IV.
- , 1902b. Die Gorgoniden der Siboga-Expedition. I. Die Chrysogorgoniidae. Siboga Expeditie, **13**. (Leiden, E. J. Brill). 120 pp., 170 figs.
- , 1906. Die Gorgoniden der Siboga-Expedition. II. Die Primnoidae. Siboga-Expedition, **13a**. (Leiden, E. J. Brill). 187 pp., 187 figs., 10 tab.
- ZULUETA, A. DE, 1908. Note préliminaire sur la famille des Lamippides, Copépodes parasites des Alcyonaires. Arch. Zool. Exp. Gén., (4) **9**: 1-30.
- , 1910. Deuxième note sur la famille des Lamippides. Arch. Zool. Exp. Gén., (5) **6**: 137-144.
- , 1911. Los copepodos parasitos de los celentereos. Mem. Soc. Esp. Hist. Nat., **7**: 5-58.

THE HARPACTICOID COPEPOD *SACODISCUS* (= *UNICALTEUTHA*) *OVALIS* (C. B. WILSON, 1944) AND ITS COPEPODID STAGES

BY

ARTHUR G. HUMES

Department of Biology, Boston University

The harpacticoid copepod *Sacodiscus* (= *Unicalteutha*) *ovalis*, new combination, as originally described by C. B. Wilson (1944) from specimens collected by Templeman from lobsters in Placentia Bay, Newfoundland. Templeman and Tibbo (1945) reported it from lobsters in other regions of Newfoundland (Notre Dame Bay and St. Mary's Bay). I have identified this copepod from lobsters caught at St. Andrews (New Brunswick), the Magdalen Islands (Quebec), and Portsmouth (New Hampshire).

The purposes of this study are to describe the copepodid stages and to redescribe the adults of *S. ovalis*, correcting and adding to Wilson's original description.

The copepods studied here came from more than 200 *Homarus americanus* Milne-Edwards preserved routinely for class use. The lobsters, purchased alive from a local dealer, presumably came from the coast of Maine. Several hundred adult copepods and many copepodids were recovered from the sediment in the farm water in which the lobsters were killed. A few nauplii were also found, but, since these could not be determined with certainty to be *S. ovalis* without appropriate rearing studies, they are not included here.

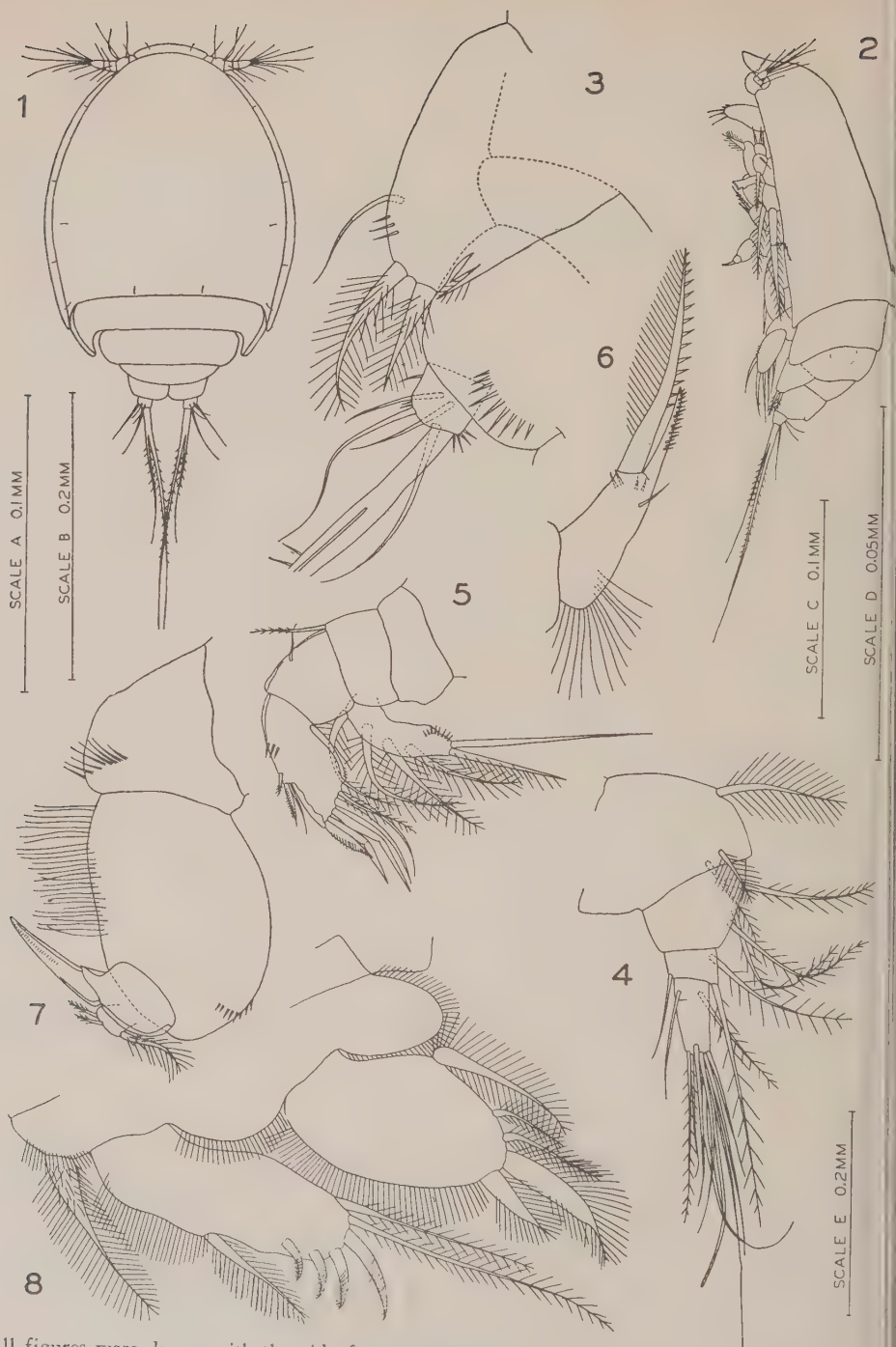
This work has been supported by a grant from the National Science Foundation. Unless otherwise specified all measurements are in millimeters. In all cases the body length was measured from the anterior border of the rostrum to the posterior edge of the caudal rami.

Copepodid I

0.530 × 0.400 (extremes 0.516-0.552 and 0.372-0.444), based on 6 specimens.

Body flattened dorsoventrally (figs. 1 and 2), 5-segmented, with the segment bearing leg 1 fused with the head. Caudal ramus (fig. 3) with a long, bifurcated seta. First antenna (fig. 4) with 4 distinct podomeres. Second antenna (fig. 5) with both rami relatively short. Labrum, mouth area, mandible, and first maxilla absent in the adult. Second maxilla differing from the adult only slightly in the relative size of the setae on the distal podomere (fig. 6). Maxilliped (fig. 7) without an inner seta on the first and third podomeres.

Leg 1 (fig. 8) with both rami consisting of a single podomere, the exopodite bearing 7 setae, the endopodite 5 setae. Leg 2 (fig. 9) with the exopodite con-



(All figures were drawn with the aid of a camera lucida. The letter after each figure indicates the scale at which the figure was drawn).

Fig. 1-8, Copepodid I.

Fig. 1. Dorsal (G). — Fig. 2. Lateral (G). — Fig. 3. Third leg and caudal ramus, ventral (A). — Fig. 4. First antenna (A). — Fig. 5. Second antenna (A). — Fig. 6. Last podomere of second maxilla (F). — Fig. 7. Maxilliped (F). — Fig. 8. First leg (A).

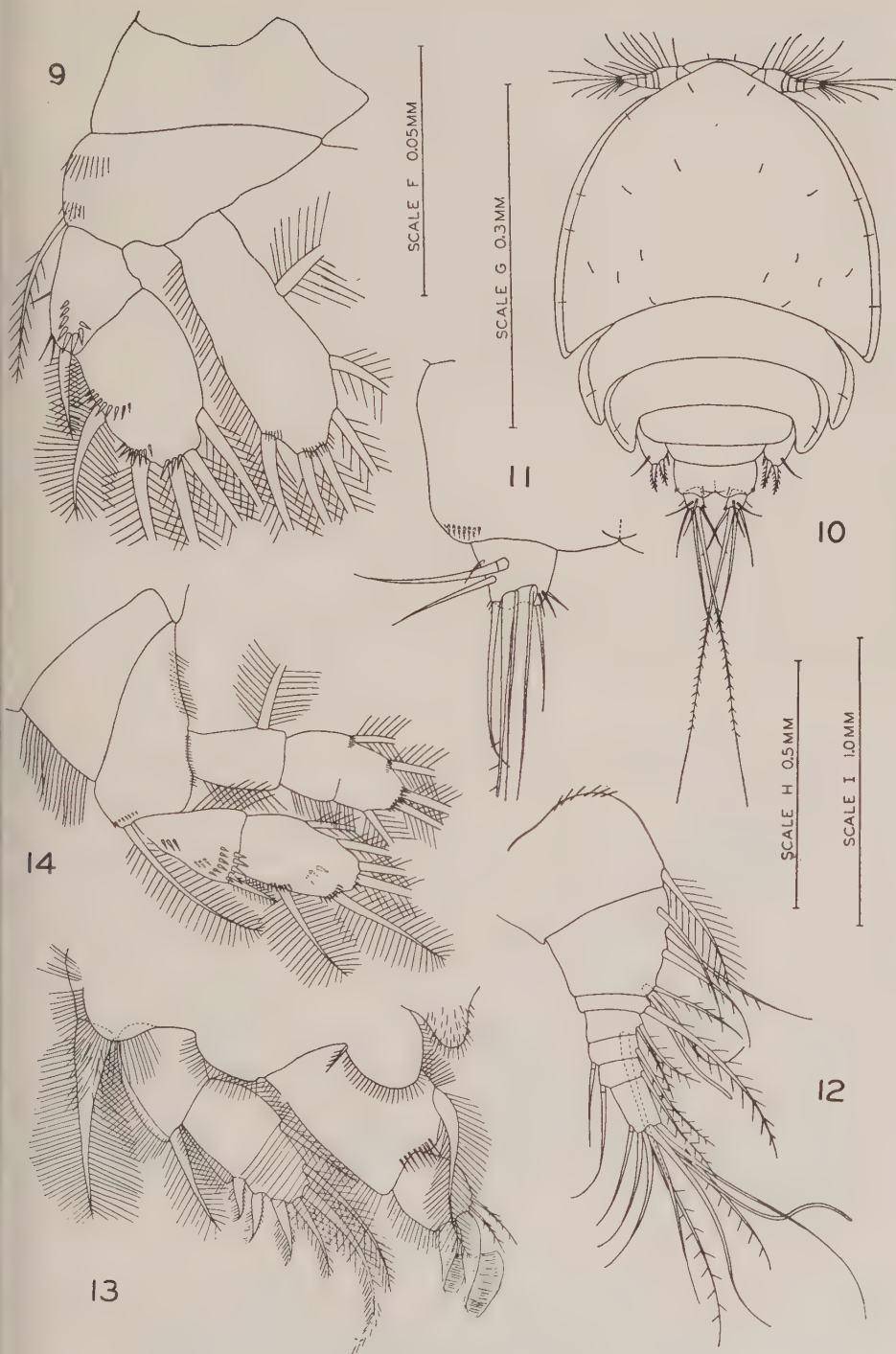


Fig. 9. Copepod I (continued); fig. 10-14, Copepod II.

Fig. 9. Second leg (A). —

Fig. 10. Dorsal (G). — Fig. 11. Caudal ramus, dorsal (A). — Fig. 12. First antenna (A). —
Fig. 13. First leg (C). — Fig. 14. Second leg (C).

sisting of 2 podomeres with the spine and setal formula 1 : 0, 5, and the endopodite of a single podomere bearing 6 setae. Leg 3 (fig. 3) a triangular flap bearing setae as indicated. Legs 4 and 5 absent.

Copepodid II

0.632×0.456 (extremes 0.564-0.684 and 0.384-0.492), based on 13 specimens.

Body 6-segmented (fig. 10). Caudal ramus (fig. 11) with 2 long separate terminal setae. First antenna (fig. 12) with 7 podomeres. Second antenna in general form resembling that of copepodid I, but slightly longer, with 3 geniculate setae on the end of the endopodite and a third minute seta on the end of the exopodite. Labrum, oral area, mandible, and first maxilla as in the adult. Second maxilla and maxilliped similar to those of copepodid I.

Leg 1 (fig. 13) with both rami consisting of 2 podomeres, the exopodite formula 1 : 0, 7, the endopodite 0 : 1, 4. Leg 2 (fig. 14) also with the rami having 2 podomeres, but the distal podomere of the endopodite partially divided. The formula of the exopodite 1 : 0, 6, and of the endopodite 0 : 1, 5. Leg 3 (fig. 15) with the exopodite consisting of 2 podomeres with the formula 1 : 0, 6, and the endopodite a single podomere armed with 6 setae. Leg 4 (fig. 16) a triangular flap with setae as indicated. Leg 5 absent.

Copepodid III

0.719×0.533 (extremes 0.612-0.768 and 0.444-0.588), based on 25 specimens.

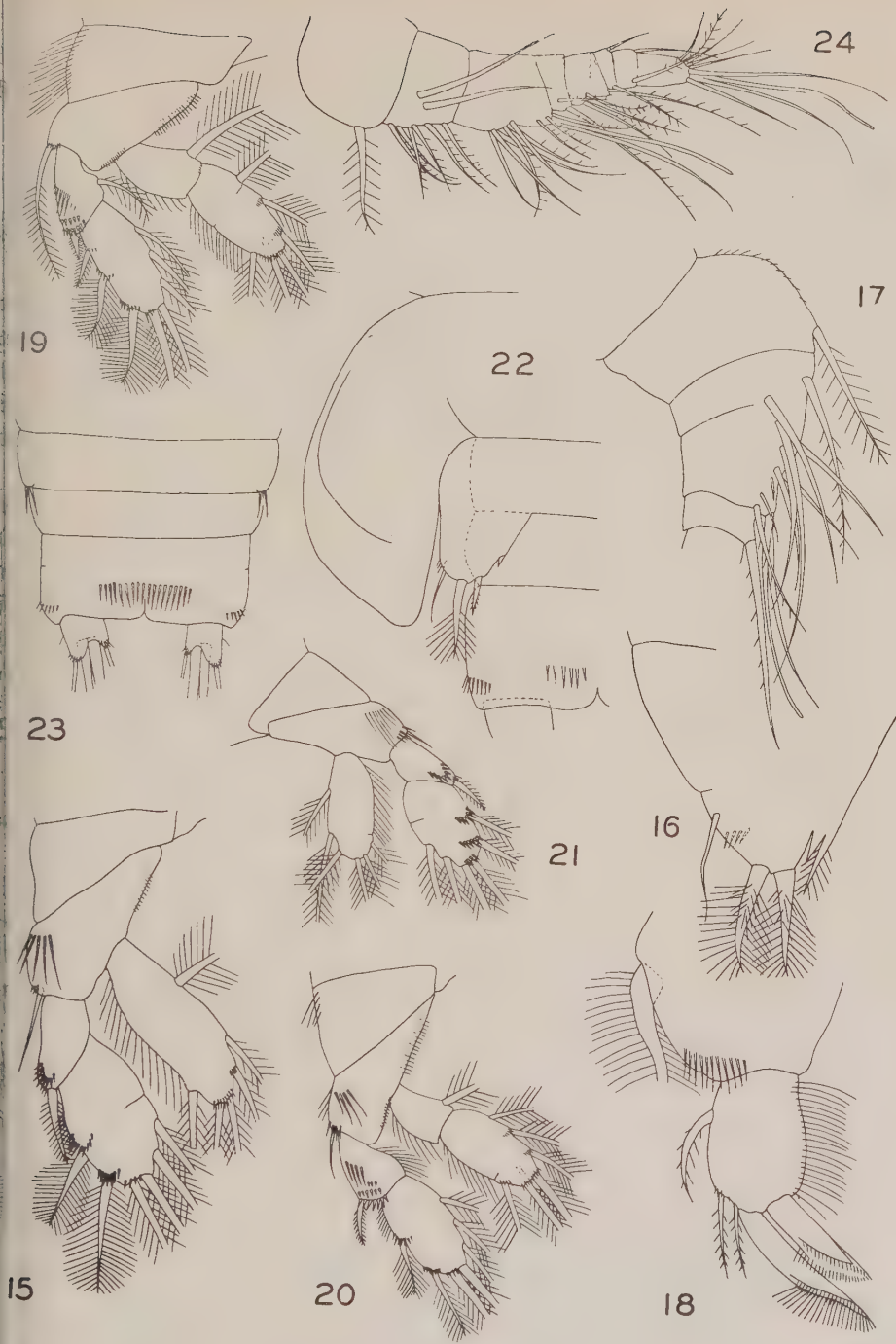
Body 7-segmented. Caudal ramus as in the adult. First antenna with 7 podomeres, but the second partially divided (fig. 17). Second antenna like that of copepodid II. Labrum, oral area, mandible, first maxilla, and second maxilla as in the adult. Maxilliped similar to that of copepodid II but with an inner feathery seta appearing on the first podomere as in the adult.

Leg 1 similar to copepodid II but with 5 setae on the last endopodite podomere (fig. 18), the formula being 1 : 0, 7 and 0 : 1, 5. Leg 2 (fig. 19) with the formula for the exopodite 1 : 1, 8, and for the endopodite 0 : 1, 6. Leg 3 (fig. 20), with both rami having 2 podomeres, the formula 1 : 0, 7 and 0 : 1, 6. Leg 4 (fig. 21) with the exopodite having 2 podomeres with the formula 1 : 0, 6, and the endopodite a single podomere bearing 6 setae. Leg 5 (fig. 22) a broad triangular flap bearing setae as indicated.

Copepodid IV, female

0.888×0.639 (extremes 0.828-0.960 and 0.538-0.720), based on 26 specimens.

Body 8-segmented, the abdomen (fig. 23) 2-segmented, the last segment showing on each side a very slight indication of subdivision. First antenna (fig. 24)



15-16, Copepodid II (continued); fig. 17-22, Copepodid III; fig. 23-24, Copepodid IV, female.

Fig. 15. Third leg (C). — Fig. 16. Fourth leg (A). —
 Fig. 17. First three podomeres of first antenna (A). — Fig. 18. Second podomere of endopodite
 of first leg (A). — Fig. 19. Second leg (B). — Fig. 20. Third leg (B). — Fig. 21. Fourth leg
 (B). — Fig. 22. Fifth leg and adjacent area, ventral (C). — Fig. 23. Genital segment and abdomen,
 ventral (B). — Fig. 24. First antenna (C).

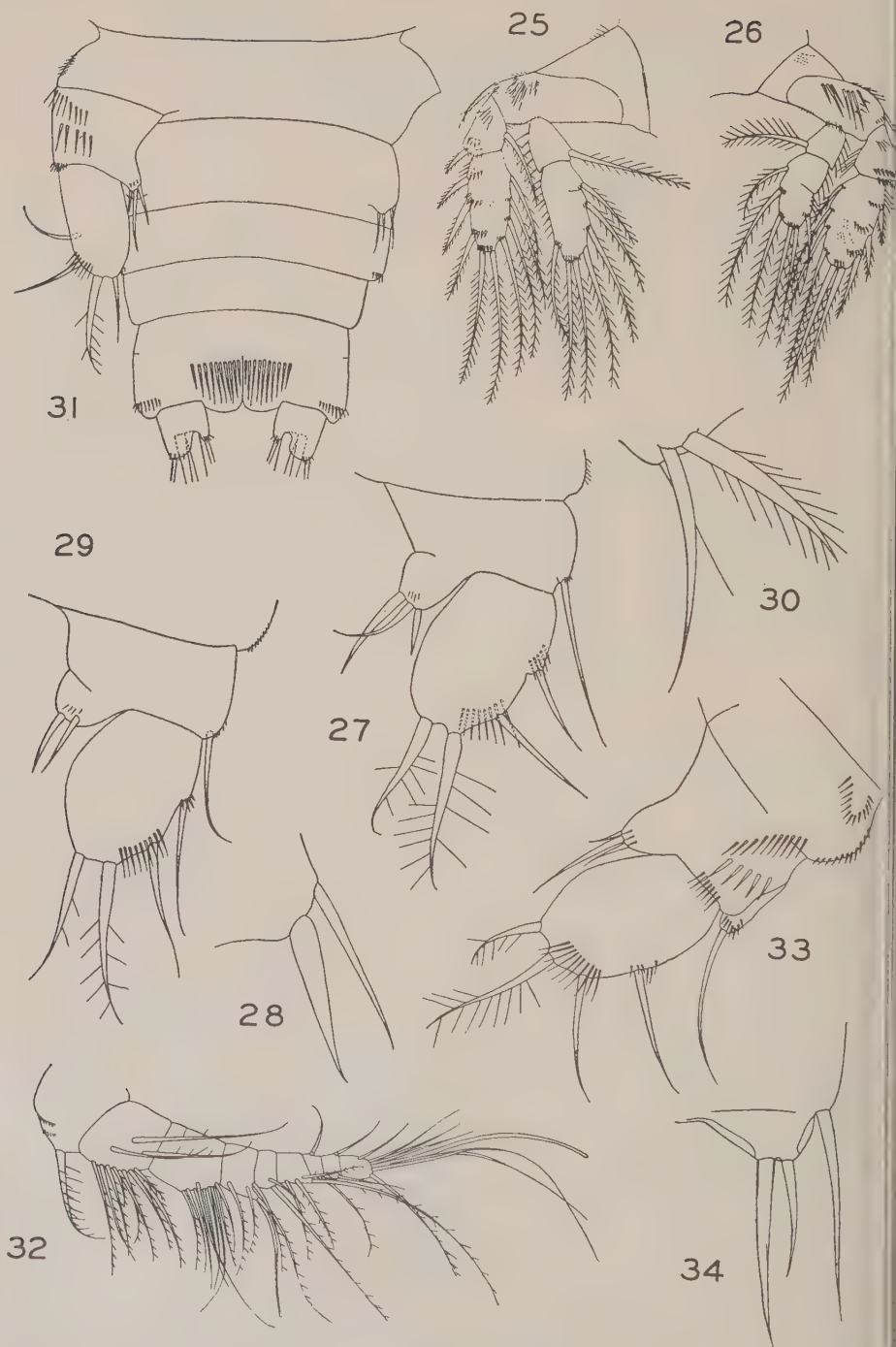


Fig. 25-28, Copepodid IV, female (continued); fig. 29-30, same, male; fig. 31-34, Copepodid V, female. — Fig. 25. Third leg (E). — Fig. 26. Fourth leg (E). — Fig. 27. Fifth leg (A). — Fig. 28. Sixth leg (D). — Fig. 29. Fifth leg (A). — Fig. 30. Sixth leg (D). — Fig. 31. Genital segment (A). — Fig. 32. First antenna (B). — Fig. 33. Fifth leg (C). — Fig. 34. Sixth leg (F).

with 8 podomeres, the fifth incompletely subdivided. All other head appendages, the oral area, and the maxillipeds like the adult, although the claw of the maxilliped not yet showing a bifurcated tip. Legs 1 and 2 similar to those of copepodid III, but the endopodite formula of leg 2 increased by 1 seta to 0 : 1, 7. Leg 3 (fig. 25) with both rami consisting of 2 podomeres, the exopodite formula 1 : 1, 9, and the endopodite 0 : 1, 7. Leg 4 (fig. 26) also with the rami having 2 podomeres, the exopodite formula 1 : 0, 9, and the endopodite 0 : 1, 6. Leg 5 (fig. 27) consisting of 2 podomeres, the proximal one wide bearing distally an outer seta and an inner lobe armed with 3 setae, the distal podomere oval, $55 \times 38 \mu$, bearing 4 long setae and 2 groups of short setae as indicated. Leg 6 (figs. 23 and 28) consisting of 2 setae at the outer posterior corners of the genital segment, the inner seta stouter and stronger, both about 30μ long.

Copepodid IV, male

0.858×0.633 (extremes 0.792-0.888 and 0.588-0.708), based on 19 specimens.

Body form similar to the female. First antenna with an extremely weak subdivision of the fifth podomere, otherwise as in the female. Leg 5 (fig. 29) generally resembling the female, but with only 2 setae on the distal inner lobe of the first podomere. Leg 6 (fig. 30) with the inner seta stout with lateral hairs, the outer seta longer and more slender. Other appendages like those of the female.

Copepodid V, female

1.072×0.781 (extremes 0.936-1.164 and 0.624-0.876), based on 29 specimens.

Body 9-segmented, the abdomen (fig. 31) 3-segmented, the last segment showing a very weak subdivision laterally. First antenna (fig. 32) with 9 podomeres. Leg 5 (fig. 33) in general form similar to that of copepodid IV, but with setae as indicated. Leg 6 (fig. 34) composed of a single outer seta 46μ and an inner ridge bearing 2 setae 26 and 42μ long, the innermost seta more strongly chitinized than the others. Remaining appendages as in the adult, except that the claw of the maxilliped is not bifurcated at the tip; in the endopodite of leg 1 the joint between the second and third podomeres is very weak with no evidence of a round hyaline expansion arising between these podomeres as in the adult; in the exopodite of leg 1 the surficial spines on the podomeres are not present; in the third endopodite podomere of leg 2 the proximal group of surficial spines is absent; in the exopodite of leg 2 some of the surficial spines are absent, and the tuft of hairs near the outer distal corner of the first podomere is not as long as in the adult; and in legs 3 and 4 certain of the surficial spines on the third podomere are absent.

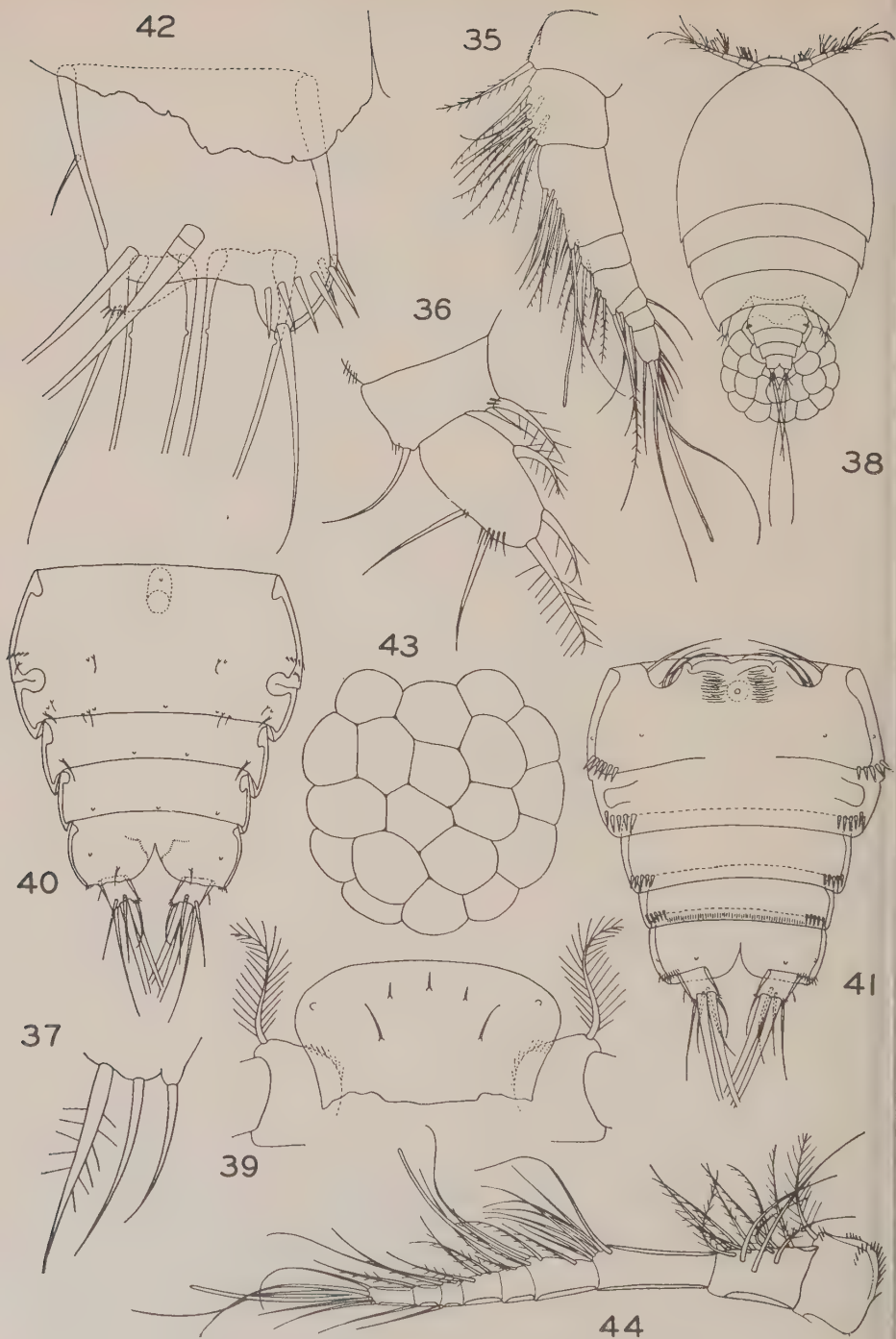


Fig. 35-37, Copepodid V, male; fig. 38-44, adult female.

Fig. 35. First antenna (B). — Fig. 36. Fifth leg (C). — Fig. 37. Sixth leg (F). —
 Fig. 38. Dorsal (I). — Fig. 39. Rostrum, dorsal (B). — Fig. 40. Genital segment and abdomen,
 dorsal (E). — Fig. 41. Genital segment and abdomen, ventral (E). — Fig. 42. Caudal ramus,
 dorsal (D). — Fig. 43. Egg sac (H). — Fig. 44. First antenna (B).

Copepodid V, male

1.013 $\times$ 0.719 (extremes 0.948-1.164 and 0.660-0.780), based on 18 specimens.

Body form similar to the female. First antenna (fig. 35) with 7 podomeres (the third podomere the longest and corresponding to the third and fourth of the female). Leg 5 (fig. 36) having 5 setae on the distal podomere instead of 4 as in the female. Leg 6 (fig. 37) with 3 setae, the innermost more strongly chitinized in its basal half than the others and having lateral hairs. Remaining appendages as in the female.

Adult female

1.341 $\times$ 0.809 (extremes 1.220-1.416 and 0.696-0.924), based on 45 specimens.

Body much flattened, expanded laterally, of the form shown in fig. 38. Rostrum (fig. 39) rectangular, 100 $\times$ 185 μ , in its natural position bent downward so that in dorsal view the 2 long setae project forward beyond its edge. Dorsal surface of the cephalothorax and free thoracic segments with a few extremely small hairs. Genital segment (figs. 40 and 41) 190 $\times$ 288 μ , with a slight lateral indentation just posterior to its midregion. A short row of spinules in front of the indentation and another row near the posterior corners of the segment. Genital opening with adjacent striated areas and 3 long slender hyaline setae on each side as in fig. 41. Abdomen 3-segmented (figs. 40 and 41) with a row of spinules on the posterior corners of the segments. Segments 66, 54 and 70 μ in length respectively. Caudal ramus (fig. 42) roughly quadrangular, 34 $\times$ 36 μ , bearing 2 long terminal setae (the inner 840 μ , the outer 460 μ), 2 shorter terminal setae, 2 dorsal setae, a minute seta on the outer edge, and spinules as in the figure.

Egg sac (figs. 38 and 43) nearly spherical in dorsal view, 516 μ in diameter, flattened and containing about 20 eggs in a single layer, extending far beyond the caudal rami.

First antenna (fig. 44) with 9 podomeres, their lengths 55, 60, 81, 40, 20, 26, 17, 19, and 30 μ respectively, with an aesthete on podomeres 4 and 9. Second antenna (fig. 45) with a coxopodite, basipodite, 2 endopodite podomeres (the first of these with a seta), and an indistinctly 4-segmented exopodite. Distal endopodite podomere terminally (fig. 46) with 3 feathered setae, 3 geniculate setae, and 1 unilaterally toothed seta, and subterminally on the inner edge another toothed seta and a very slender aesthete. Exopodite with 3 unequal terminal setae, the longest armed with spinules, the other two with hairs.

Mandible (fig. 47) with a long masticatory blade, the basipodite having a prominent inner haired spine, an adjacent feathered seta, and a circlet of spinules on its anterior surface. Endopodite small, bearing 9 setae. Exopodite bearing 5 setae, the innermost more strongly chitinized than any of the others. First maxilla (fig. 48) with 2 very long posteriorly directed haired setae, the inner 400 μ , the



Fig. 45-51. Adult female (continued).

Fig. 45. Second antenna (B). — Fig. 46. Tip of endopodite of second antenna (F). — Fig. 47. First maxilla (B). — Fig. 48. First maxilla (C). — Fig. 49. Second maxilla (A). — Fig. 50. Outer spine on end of second maxilla (D). — Fig. 51. Maxilliped (C).

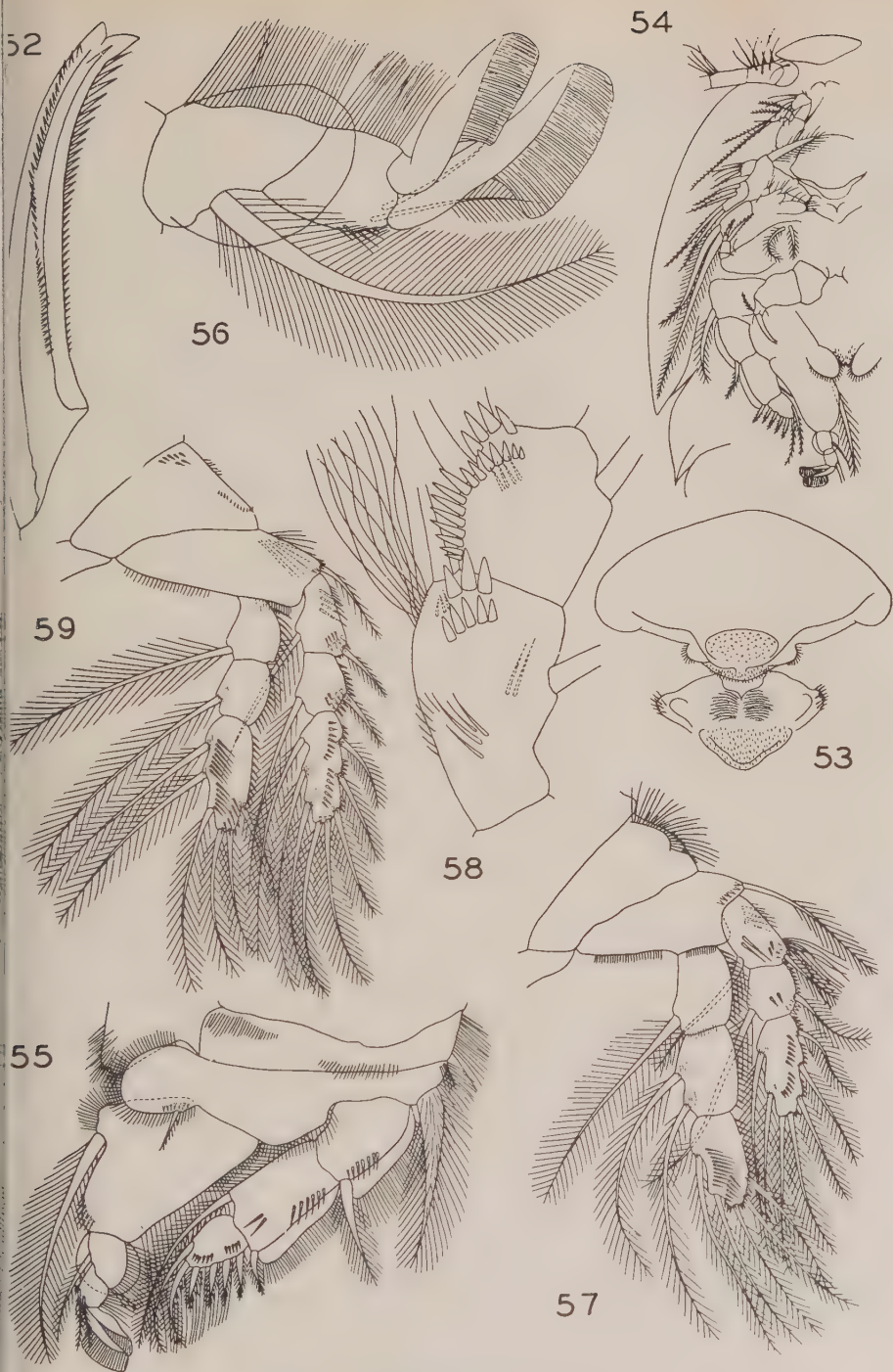


Fig. 52-59. Adult female (continued).

52. Claw on end of maxilliped (A). — Fig. 53. Labrum and labium, ventral (B). — Fig. 54. Ventral half of head region, ventral (H). — Fig. 55. First leg (E). — Fig. 56. Second and third segments of endopodite of first leg (A). — Fig. 57. Second leg (E). — Fig. 58. First and second podomeres of exopodite of second leg, anterior view (A). — Fig. 59. Third leg (E).

outer $265\ \mu$, with 2 very small spines near the base of the outer. Two inward directed lobes with their armature as shown in the figure. Second maxilla (fig. 49) with 2 podomeres, the first large with 2 basal inner feathered setae and distal inner feathered setae. Second podomere small, elongated with a minute subterminal seta and 2 prominent terminal unequal spines, the inner longer with lateral spinules, the outer shorter with numerous teeth as in fig. 50.

Maxilliped (fig. 51) with 3 podomeres and a terminal claw. First podomere with an inner seta, second large angulate without long setae, third small with an inner seta and an outer distal expansion bearing 3 setae. Claw (fig. 52) 7 segments long, armed with 2 rows of spinules and minutely bifurcated at its tip.

Labrum (fig. 53) a broad flap with refractile granulations and spinules as shown in the figure. Labium with two striated or engraved areas and setose regions as in fig. 53. Head appendages, labrum, labium, maxillipeds, and first pair of legs arranged as in fig. 54.

Legs 1-4 with 3 podomeres in both rami. The spine and setal formula is given in the accompanying table.

Leg 1 (fig. 55) with the basipodite having a large hairy outer seta and a small inner rounded expansion with a small seta. Exopodite with the first 2 podomeres subequal, with hyaline outer margins and armed as indicated in the figure. First inner hairs on the second podomere very long (twice the width of the podomere). Third exopodite podomere small with 4 short spines and 2 long setae. Endopodite with the first podomere very large, expanded inwardly where it bears a prominent feathered seta; outer edge of this podomere with short hairs on the proximal third and very long hairs (nearly as long as the podomere) on the distal third. Second podomere short, small, with an inner seta. A peculiar ballooning hyaline expansion (fig. 56) arising apparently between the first and second podomeres. Third podomere also small, with 2 slender subterminal setae and terminal spines with comb-like brushes.

Leg 2 (fig. 57) with the podomeres more nearly equal in size. A tuft of hairs proximal to the outer seta on the first exopodite podomere (fig. 58). Leg 3 (fig. 59) with no special modifications, armed as in the figure. Leg 4 (fig. 60) with the outer basipodite seta small and naked.

Leg 5 (fig. 61) with 2 podomeres, the first $108 \times 72\ \mu$, with an outer seta and an inner distal seta, the second podomere $85 \times 56\ \mu$ and provided with 4 slender naked setae. Spinules and hairs on the podomeres as indicated in the figure. Leg 6 probably represented by 3 hyaline setae at either side of the genital opening (fig. 41).

Adult male

1.193×0.722 (extremes 1.140-1.236 and 0.665-0.816), based on 21 specimens.

Body (fig. 62) slightly wider proportionally than in the female, with the 2nd

Podomeres in 1st ant.		Leg 1		Leg 2		Leg 3		Leg 4		Leg 5		Leg 6 abdomen		Gen. seg. + abdomen		
♀	♂	Exp.	End.	Exp.	End.	Exp.	End.	Exp.	End.	♀	♂	♀	♂			
Adult	9	8	1:0,1:1,6	0:1,0:1,4	1:1,1:1,7	0:1,0:2,5	1:1,1:1,8	0:1,0:1,6	1:1,1:1,8	0:1,0:1,5	1:1,4	1:2,5	3	3	4	5
C V	9	7*	1:0,1:1,6	0:1,0:1,4	1:1,1:1,7	0:1,0:2,5	1:1,1:1,8	0:1,0:1,6	1:0,1:1,8	0:1,0:1,5	1:3,4	1:2,5	3	3	4	4
C IV	8+8	1:0,7	0:1,5	1:1,8	0:1,7	1:1,9	0:1,7	1:0,9	0:1,6	1:3,4	1:2,4	2	2	3	3	3
C III	7+	1:0,7	0:1,5	1:1,8	0:1,6	1:0,7	0:1,6	1:0,6	6	rudimentary	—	—	—	—	2	2
C II	7	1:0,7	0:1,4	1:0,6	0:1,5	1:0,6	6	rudimentary	—	—	—	—	—	—	2	2
C I	4	7	5	1:0,5	6	rudimentary	—	—	—	—	—	—	—	—	2	2

* Fusion of 3 + 4.

Segmentation and spine and setal formulas in *Sacodiscus ovalis*.

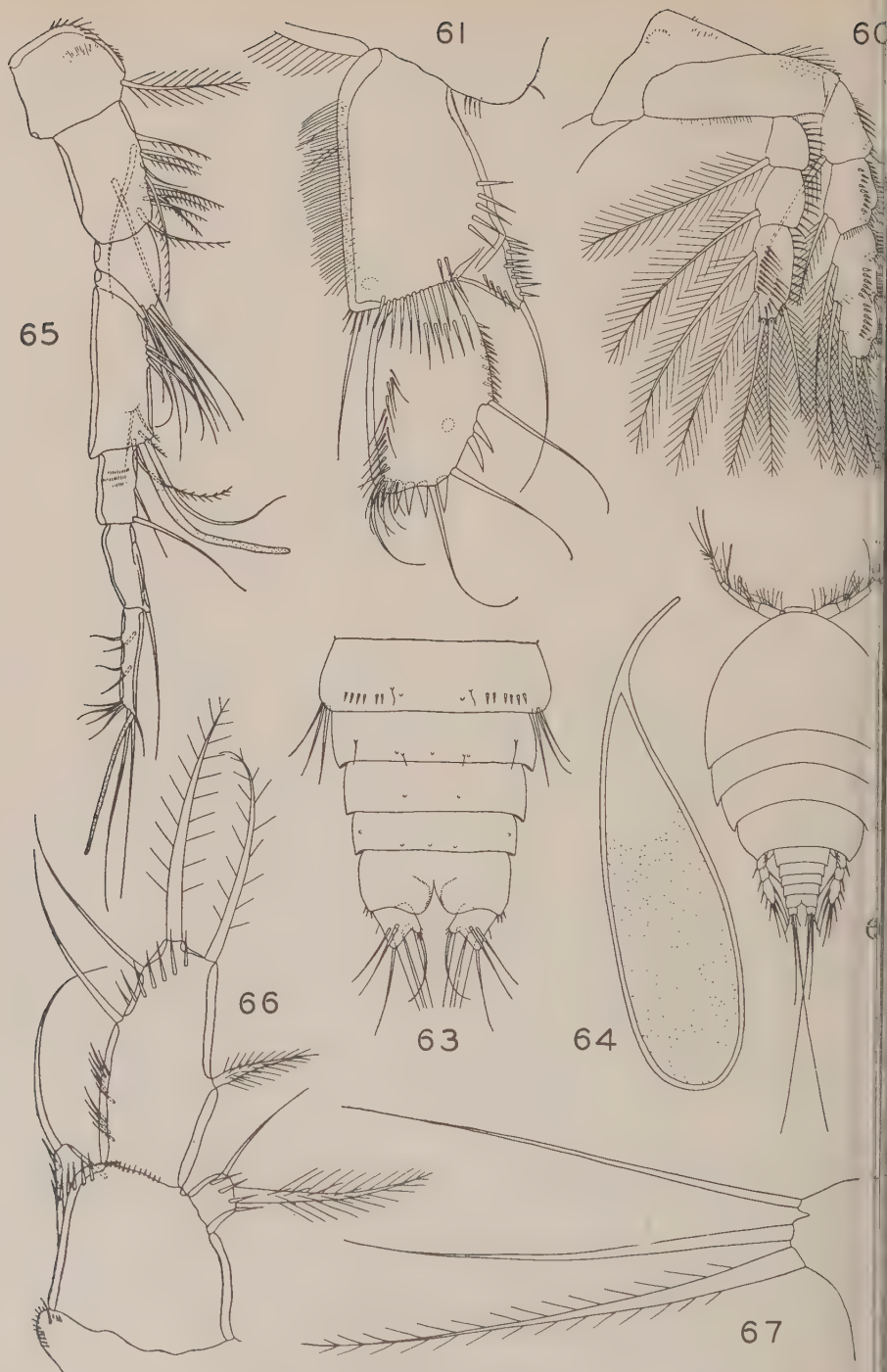


Fig. 60-61. Adult female (continued); fig. 62-67, adult male.

Fig. 60. Fourth leg (E). — Fig. 61. Fifth leg, anterior surface (C). —
 Fig. 62. Dorsal (I). — Fig. 63. Genital segment and mouthparts, dorsal (E). — Fig. 64.
 matophore (A). — Fig. 65. First antenna (B). — Fig. 66. Fifth leg, anterior surface (I).
 Fig. 67. Sixth leg (D).

on the caudal ramus 960 and 420 μ respectively. Genital segment rectangular (fig. 63) with rows of spinules and the sixth legs as shown in the figure. Abdomen (fig. 63) 4-segmented, the segments 56, 56, 45, and 64 μ in length respectively. Spermatophore (fig. 64) 160 μ long including the neck, 39 μ wide. First antenna (fig. 65) with 8 podomeres, 60, 87, 20, 10, 120, 48, 60 and 10 μ in length respectively, with an aesthete on the fifth and last podomeres. Articulation between 6 and 7, with irregular grooves on the anterior margin of the seventh (possibly representing closely appressed setae).

Leg 5 (fig. 66) with the proximal podomere having an outer distal seta and an inner distal lobe $13 \times 13 \mu$, this lobe evidently articulating on the podomere. Leg 5 armed with 2 unequal setae and spinules as indicated in the figure. Distal podomere elongated, $77 \times 40 \mu$, with 2 outer naked setae, 2 terminal setae with coarse lateral spinules, and an inner feathered seta, with other spinules as in the figure.

Leg 6 (fig. 67) composed of 3 setae, the innermost stout and with lateral hairs, the outer two slender and naked. Remaining appendages as in the female.

DISCUSSION

The body form does not change markedly from copepodid I to the adult. The mouthparts are already formed in copepodid I much as they appear in the adult, and successive instars show relatively minor changes. The number of podomeres of the first antenna increases suddenly in copepodid II and then gradually to the adult number. Sexual dimorphism can first be detected in copepodid IV. In that instar there is a weaker subdivision of the fifth podomere of the first antenna in the male than in the female, and the inner distal angle of the first podomere of leg 5 has 3 setae in the female but only 2 in the male. In leg 6 of the same copepodid instar sexual dimorphism is also evident, with the inner seta smooth in the female, but with lateral hairs in the male.

The appearance and changes in segmentation and armature of legs 1-6 are summarized in the accompanying table.

The number of segments behind the last pedigerous one (that is, the genital segment plus the abdominal segments) changes beginning with copepodid IV, and sexual dimorphism in this respect is not reached until the adult instar.

Wilson's description of *S. ovalis* is rather meagre, with none of the mouthparts figured. In several places there are errors, as in the number of podomeres of the male first antenna, the number of abdominal segments in the female, the shape and armature of the caudal rami, and in the description of the armature of the fifth leg. Wilson's fig. 214, pl. 34, of the first leg does not convey a true picture of the leg. The spine and setal arrangement shown on legs 2-4 in figs. 215-217 is inaccurate.

There is no doubt that the copepods described by Wilson and those studied in connection with this work represent the same species. My specimens collected

from New England lobsters agree in all essential details with the undissected holotype female of *S. ovalis* (USNM 79695, labeled „*Unicalteutha homarus*“). Other specimens of *S. ovalis* from Notre Dame Bay (USNM 79715), identified by Wilson, one of them dissected by me, also agree in all details with my specimens from New England.

There seems to be little doubt that the species which Wilson described as *calteutha ovalis* in reality belongs to the genus *Sacodiscus* C. B. Wilson, 1924 (being a new name proposed by Wilson for Norman's old genus *Aspidiscus*). The similarities of *Unicalteutha* and *Sacodiscus* in respect to body form, segmental structure and appendages are very striking. Minor differences in details of the armature of the appendages are of specific rank rather than generic. *Unicalteutha* is therefore regarded as a synonym of *Sacodiscus*, and the name of Wilson's copepod described above from the American lobster becomes *Sacodiscus ovalis* (C. B. Wilson, 1924) (Humes, 1960).

ZUSAMMENFASSUNG

Sacodiscus (= *Unicalteutha*) *ovalis* (C. B. Wilson, 1924) ist ein harpacticoider Copepod, der mit dem amerikanischen Hummer (*Homarus americanus* M. Edw.) vergesellschaftet lebt. Sämtliche Copepoditstadien werden eingehend beschrieben und die adulten Tiere wiederbeschrieben, die Wilson'sche Originalbeschreibung korrigiert und ergänzt wird. *Unicalteutha* ist ein Synonym der Gattung *Sacodiscus* C. B. Wilson, 1924.

LITERATURE CITED

- LANG, KARL, 1948. Monographie der Harpacticiden, 2 vols.: 1-1682. (H. Ohlsson, Lund).
- TEMPLEMAN, WILFRED & S. NOEL TIBBO, 1945. Lobster investigations in Newfoundland 1938-1944. Newfoundland Govt., Dept. Nat. Resources, Research Bull. **16** (Fisheries): 1-98.
- WILSON, CHARLES BRANCH, 1924. New North American parasitic copepods, new hosts, and changes in copepod nomenclature. Proc. U. S. Natl. Mus., **64**: 1-22.
- , 1944. Parasitic copepods in the United States National Museum. Proc. U. S. Natl. Mus., **100**: 529-582.

ON THE GENUS *JUSTITIA* HOLTHUIS (DECAPODA, PALINURIDAE),
WITH A NOTE ON ALLOMETRIC GROWTH IN *PANULIRUS ORNATUS*
(FABRICIUS)

BY

ISABELLA GORDON
British Museum (Nat. Hist.), London

INTRODUCTION

The genus *Justitia* was established in 1946 by Dr. L. B. Holthuis to receive the species formerly known as *Palinurus longimanus* H. Milne Edwards, 1837 and its variety *mauritanus* Miers, 1882, since they differ markedly from the other species of the genus *Palinurus*. References in the literature prior to 1946 to *Justitia longimana* and to its variety *mauritiana* have been given by Holthuis (1946, pp. 115-116). Although no definition of the new genus is included, its chief characters are clearly stated in his key to the determination of the genera of the family Palinuridae p. 113.

In 1955 Kubo described a single dry specimen of a rock lobster new to Japan, to which he gave the name of *Nupalirus japonicus* n.g. and sp., stating also its close affinities with *Justitia longimana*. As soon as I saw his photographs (Kubo, 1955, pls. xii and xiii), they reminded me of a specimen in the British Museum collection which had come from Mauritius as long ago as 1889 and which Calman at a later date had (provisionally?) determined as "*Palinurus longimanus* var. *mauritanus* Miers, topotype." This he did notwithstanding the fact that in Miers' type specimen of *mauritanus* the first pereopod is far longer and stouter than any of the other pereopods, and is subchelate with a markedly strong curved dactylus, whereas in the 1889 mauritian specimen it is shorter than pereopod II and apparently simple. Moreover, there are more numerous transverse abdominal striae on the grooves. In fact the differences between the two mauritian specimens are precisely those between *Nupalirus* and *Justitia* cited by Kubo. Closer examination revealed that the 1889 specimen of "*mauritiana*" is indeed referable to *Nupalirus japonicus* although it is stated to come from the other side of the Indo-Westpacific region. In my opinion the two specimens from Mauritius are referable to one and the same genus in spite of the marked difference in the size and form of the first pair of pereopods. Dr. Holthuis, who was visiting the British Museum at that time, also agreed with this. Very slight alteration to the definition of *Justitia* is necessary to include *japonica* as well as the type species *longimana*.

Since Kubo's original description of *Nupalirus japonicus* may not be readily accessible to all carcinologists, and since the specimen from Mauritius shows some slight differences in the relative size and spination of the first pereopod doubtless due to its smaller size — I give below a rather detailed description of this second male specimen. A comparison of this specimen with Miers' holotype of *Justitia longimana* var. *mauritiana* is included.

Justitia Holthuis

Justitia HOLTHUIS, 1946, p. 113 (in key) and p. 115.

Palinurus (in part), H. MILNE EDWARDS, 1837, Hist. nat. Crust. 2, p. 294.

Nupalirus KUBO, 1955, p. 185.

Definition of genus: Palinuridae with very short antennular flagella. Stridulatory apparatus well developed. Exopodites of all three maxillipeds well developed, with multiarticulate flagellum, equalling or surpassing the endopodite. Supraorbital horns large and dorsally serrated, with or without spinules on anterior margin near the minute rostrum. Carapace with heavy squamiform sculpturing, some of the scales ending in spines or spinules. Abdominal tergites 2 to 5 each with five to seven transverse grooves or striae, some of which may be either short or medianly interrupted; fewer striae on the posterior (non-articular) part of somite 1. First pereopods either slightly shorter than the second, with straight dactylus (*japonicus*) or very much longer than second, with strongly curved dactylus closing against a blunt projection of the propodus (*longimana*).

Type species of the genus: *Palinurus longimanus* H. Milne Edwards.

Justitia japonica (Kubo).

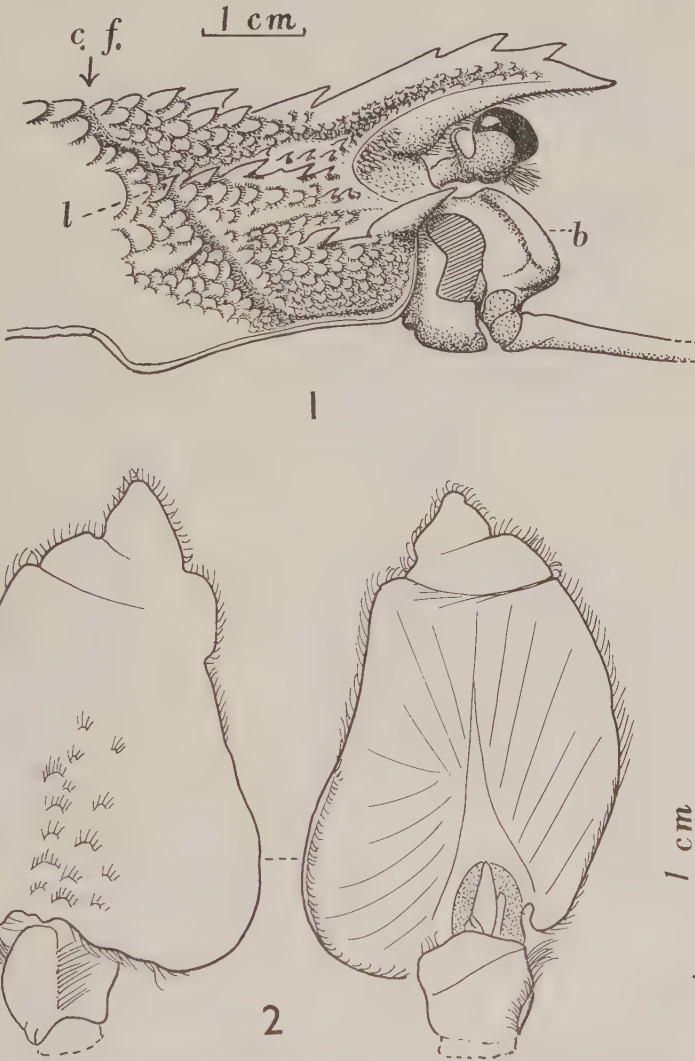
Nupalirus japonicus KUBO, 1955, p. 186, pls. xii and xiii. Japanese name: Ryoma-ebi.

Material. One male specimen, measuring 175 mm in length, supraorbital horns included, *c.l.* 60 mm.

Description. A relatively small palinurid (langouste), characterised by the pattern of the heavy sculpturing on carapace, antennal protopodite, abdominal pleurae 1 to 5, and the proximal part of the telson, and by the crowded fine transverse furrows on abdominal tergites 1 to 5 (Figs. 1, 3, 4).

The moderately convex dorsum of the carapace is separated on either side by a fairly distinct angle or line, spinose anteriorly and rounded posteriorly, from the almost vertical sides. The cervical furrow extends across the dorsum and divides each side and then runs forwards close to the ventral margin almost to the rounded anterolateral angle (Fig. 1, *c.f.*). A distinct lateral groove or furrow runs backwards from the orbit to the cervical furrow and a little beyond it. Behind the minute triangular rostrum, is a low median carina or crest bearing four spinules (between the supraorbital horns). Behind this carina the sculpturing on the anterior part of the dorsum commences, and several pairs of the raised imbricate scales end in spines or spinules. The large supraorbital horns are almost parallel

with their apices slightly inturned; each has three dorsal spines on the distal half as represented in Fig. 1, and there is another spine at the base of (or immediately behind) each horn. The ventral margin of each horn is unarmed and is continued

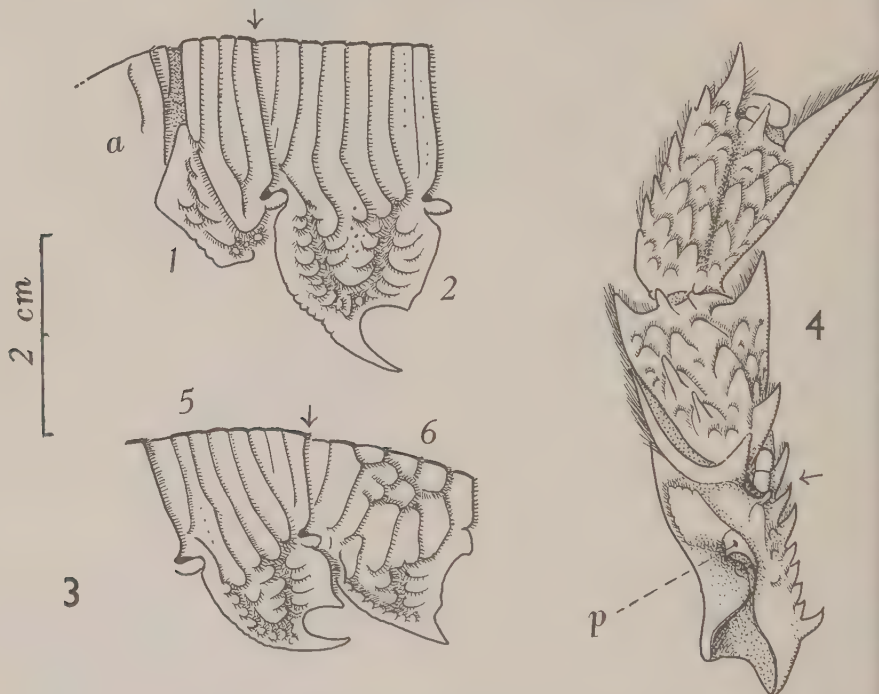


Justitia japonica (Kubo) from Mauritius. Fig. 1. Anterior part of carapace, lateral aspect. Fig. 2. Pleopod of second abdominal somite, outer and inner aspects. *b.* Stridulating boss on antennular somite. *c. f.* Cervical furrow. *l.* Last spinose scale of the series on angle between dorsum and side of carapace.

forwards to meet the rostrum. Next in importance is the infraorbital spine, which is acute and directed anterolaterally, and there is a much smaller spine a short distance behind it (Fig. 1). The angle between dorsum and side already referred

to is emphasised anteriorly by a longitudinal series of four spines, of which the third is the largest, and the scale just posterior to the cervical groove terminates in a small but distinct spine (Fig. 1, *l*). Behind the orbit, on either side of the row, there are additional spines and spinules. The pattern of the imbricate scales is well illustrated in the photographs of the holotype (Kubo, 1955, pp. xii and xiii); only the anterior portion is inserted in Fig. 1.

Abdominal somites 1 and 2, 5 and 6 are represented in lateral aspect in Fig. 3 (upper and lower sketches). As already mentioned, the fine transverse striae



Justitia japonica (Kubo) from Mauritius. Fig. 3. Abdominal somites 1 and 2 (upper), 5 and 6 (lower), lateral aspect. Fig. 4. Antennal peduncle. *a*. Articular part of first segment. *p*. Stridulatory process on basal segment.

somites 1 to 5 are very distinctive of this species. Some of these striae extend to the pleuron, at either side, and merge with the more elaborate sculpturing there. The posterior margin of somite 1 and of somite 5 is indicated by an arrow in Fig. 3. The first somite consists of two distinct portions separated by a deep depression; the anterior part *a*, which articulates with the carapace, has two striae — a short anterior one interrupted medially, and a long un-interrupted posterior one. On the posterior part there are three striae, the second and third continuing on to the pleuron where they meet. There is a break between the first stria and the oblique medial one on the pleuron. The articular portion of somite 2 is much shorter and has one faint stria; behind this are five distinct and one rather faint striae. The pleuron is rather elaborately sculptured, deep, with a large sickle-like

ventral spine directed obliquely backwards, and a minute posterolateral angle (Fig. 3, 2). Somites 3 and 4 each have seven striae behind the faint one on the anterior articular portion. There is no furrow or stria on the articular portion of somite 5; as represented in Fig. 3, there are 5 distinct long striae followed by two shorter fainter ones. Four of the long striae extend on to the pleuron, which is shorter than that of somite 2, has its ventral spine directed backwards and its posterolateral angle spinose. The posterolateral angles of the pleura become progressively longer from somite 2 to somite 5. The sixth somite differs from the ones in front of it (2 to 5) in the absence of a mid-ventral spine on the pleuron and in the pattern on the dorsum or tergum. There is only one transverse groove or stria, followed by a more intricate series of imbricating scales, as represented in Fig. 3, 6. The posterolateral angle is a large triangular spine.

The telson, which equals abdominal somites 5 plus 6 in length, also has imbricating scales on the proximal portion; the posterior two-thirds is membranous, beset with longitudinal rows of minute spines, and the posterior border is emarginated. The endopodite of the uropod equals the telson in length; the exopodite, however, has its outer margin considerably longer than the inner one and an oblique posterior margin. When the uropod is spread out its posterior margin is on a level with that of the telson; when relaxed and folded it is considerably longer than the telson.

The thoracic sternites, between the bases of thoracic appendages 3 to 8 (maxillipeds 3 and peraeopods I to V), are represented in Fig. 5, together with the sternal plates of the right peraeopods. On either side of a deep median depression on sternites 4 to 7 (or ix to xii, if the somites of the head are included in the numbering) are four pairs of graded bosses or prominences, each beset with a conspicuous elongated apical tubercle and several smaller ones. The posterior margin of thoracic sternite 8 is armed with a median pair of large acute spines and a lateral pair of bifurcated spines (Fig. 5, 5).

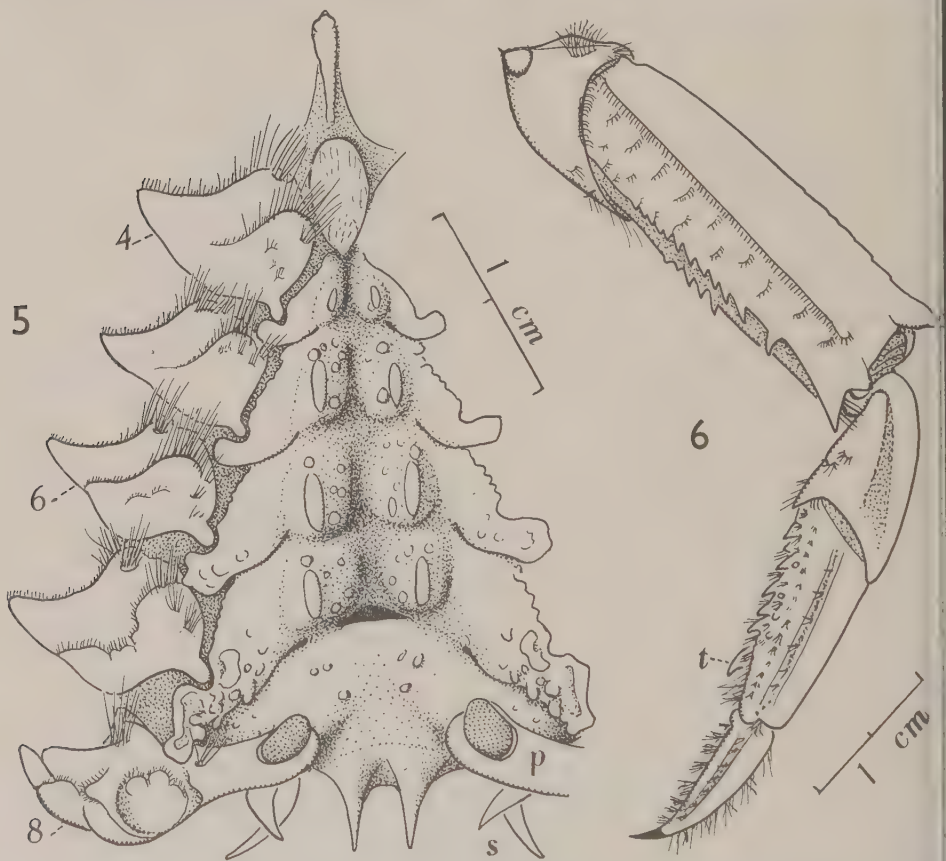
On the strongly calcified sternal part of abdominal somite 1 is a large median, and a short lateral, pair of spines. The transverse calcified ridge on somites 2, 3, 4 and 5 each has a pair of widely separated median spines. On somite 6 there are five small spines, two in front alternating with three behind.

The eyes are comparatively small and there is a tuft of setae on the anterior rim of the eyestalk (Fig. 1).

The slender antennula comprises a long three-segmented protopodite or peduncle and two short, slightly unequal flagella. The whole antennula is equal in length to the inner margin of the antennal peduncle, and the ratios of the three peduncle segments are 3 : 1 : 1.5. The sternum of the antennular somite grows upward to form a conspicuous prominence (*pars stridens*) between the bases of the antennae, as represented in Fig. 1, *b*. A projection or knob on the basal (first free) segment of the antennal peduncle (*plectrum*, Fig. 4, *p*) works along the upper edge of this prominence, so presumably the animal can stridulate; but in the preserved specimen I have been unable to produce any sound.

The antenna, on the other hand, is massive, especially the peduncle which is represented in Fig. 4. It is flattened, consists of three segments, and is almost as long as the carapace. The flagellum is also compressed and when complete must be equal to, or rather longer than, the length of the body (including the supra-orbital horns).

The mouthparts have not been removed for detailed examination. A small three-segmented mandibular palp is visible and the median segment is the longest



Justitia japonica (Kubo) from Mauritius. Fig. 5. Thoracic sternites 3 to 8, with coxae of right peraeopods. Fig. 6. Peraeopod 1, outer aspect. *p*. Penis on last coxa. *s*. Bifurcated spine on last sternite. *t*. Spine on distal ventral margin of propodus. 4, 6 and 8. Coxa of peraeopods I, III and V.

the terminal one the shortest. Maxillipeds 1 to 3 have each a long flagelliform exopodite, that of maxilliped 3 being as long as the endopodite. Maxilliped 4 extends beyond the anterior ventral margin of the body by most of its dactylus, which is about equal to the propodus and rather longer than the carpus. The merus is the longest segment and on the proximal two-thirds of its inner margin is a comb of strong spines (5 R, 6 L). This comb is continued on the ischium and basis (11 R, 11 L).

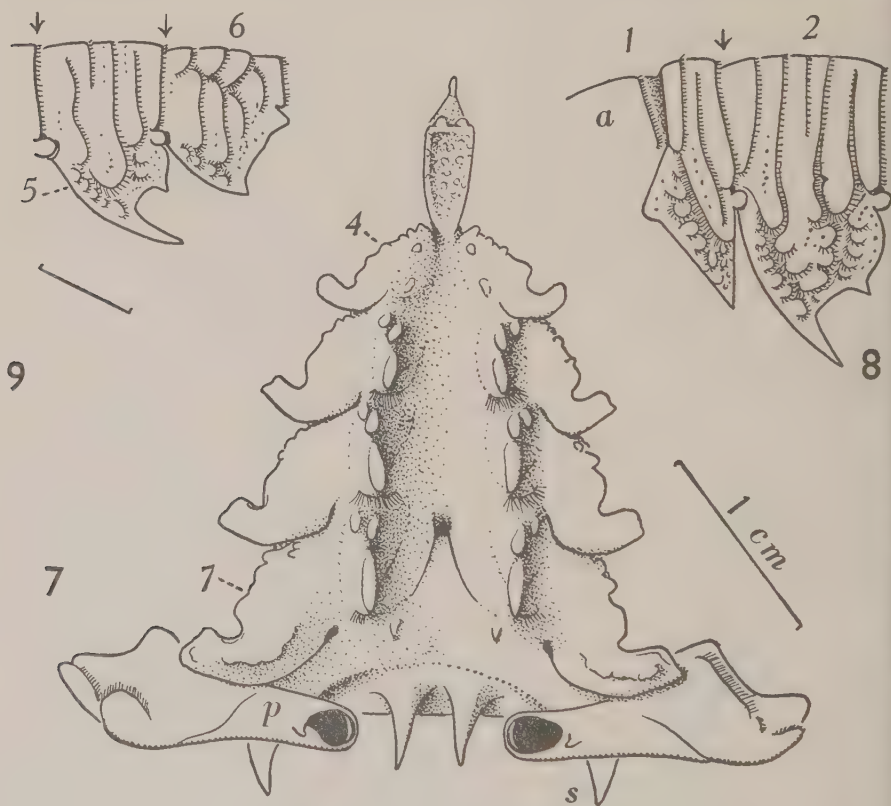
The first pair of peraeopods, though more robust than any of the succeeding pairs, is rather shorter than the second pair. The right peraeopod I is represented in Fig. 6. When extended forwards it reaches the distal end of the first segment of the antennular peduncle (*i.e.* about mid way along the outer border of segment 1 of the antennular peduncle). Although it can scarcely be described as subchelate, there is on the distal third of the ventral surface of the propodus a distinct spine or pincer (Fig. 6, *t*). Judging from the photograph of the considerably larger holotype (Kubo, 1955, upper fig. on pl. xii), this spine becomes much more prominent with age. The other peraeopods are normal walking legs; when extended forwards, the first exceeds the one behind it by its dactylus. Peraeopods II, III and IV are very similar; in each the merus equals the carpus plus propodus, has a median longitudinal ciliated line on the outer surface, and a small but distinct terminal spine on the outer ventral margin. The propodus has a deep median furrow on the outer surface, that on the carpus is shallow and indistinct. Peraeopod V is more slender than any of the others; the propodus and dactylus are distinctly twisted, so that the dactylus when flexed is almost at right angles to the long axis of the limb. The propodus is very nearly as long as the merus and cylindrical rather than laterally compressed.

Four pairs of simple leaf-like pleopods are present on abdominal somites 2 to 5. The pleopod on somite 2 is represented in outer and inner aspects in Fig. 2. The other pleopods are more narrowly triangular.

Remarks. This specimen agrees remarkably well with Kubo's description and photographs of the holotype, which is a larger male (total length about 240 mm, TL 83.6 mm). The sculpturing on the carapace, and the number and arrangement of the striae or grooves on the abdominal somites, are alike. In Kubo's specimen peraeopod I is rather longer and more robust; it is said to reach the distal end of segment 2 of the antennular peduncle (*i.e.* the distal end of segment 2 of the antennular peduncle also). As mentioned above, the spine on the ventral surface of the propodus is much larger in this older specimen resulting in what is almost a subchela when the dactylus is flexed (Kubo, 1955, upper figure on pl. xii).

Miers' type specimen of *Justitia longimana* var. *mauritiana* has been very well illustrated, in dorsal aspect, although, as the tail fan has the soft membranous edges rather curled inwards (the specimen is dry), the exopodite of the uropod may exceed the telson in length and the posterior margin may be oblique — just as in *J. japonica*. In this one respect, therefore, Miers' figure may be rather misleading. *J. longimana* var. *mauritiana* differs from the mauritian specimen of *J. japonica* as follows: i). The eyes are very much larger. ii). The supraorbital horns are more widely separated, each has only two dorsal spines or serrations and there are some spinules and a double spine on the anterior margin, where it passes inwards towards the rostrum. iii). The rostral spine is now broken, but it must have been longer than that of *J. japonica*; instead of a raised crest behind the rostrum there is a spinule and two spines, the anterior one being much the larger. iv). The antennal peduncle is less compressed than in *japonica*, as also are

the distal spines on the second and third segments. v). The antennular peduncle is much longer relatively to length of carapace and antennal peduncle; the three segments measure 36, 17, 17 mm as against 24, 8 and 12 mm in *japonica* (the two specimens are of about the same size and both are males — see measurements p. 305). vi). The first pereopod is quite different, being far longer and more robust than the walking legs; it exceeds the antennal peduncle by the whole length of the propodus which ends in a short projection against which the base of the curved



Justitia longimana var. *mauritiana* (Miers), holotype. Fig. 7. Thoracic sternites 3 to 8. Fig. 8. Abdominal somites 1 and 2, lateral aspect. Fig. 9. Abdominal somites 5 and 6, lateral aspect. (Scale bar = 1 cm) a. Articular part of somite 1. p. Penis on last coxa. s. Simple lateral spine on last sternite.

dactylus works. The propodus is in fact as long as, and more robust than, the merus. vii). The walking legs are relatively longer and more slender than those of *japonica* and are not unlike pereopod V of that species (as stated above, pereopod V of *japonica* is more slender and less compressed than the others, and the propodus is relatively longer). viii). The thoracic sternites, represented in Fig. 7, are of the same general plan although they differ in detail. The two longitudinal series of tubercles are more widely separated and the lateral spine (s) on the posterior margin of the last sternite is simple not, bifurcated (cf. Figs. 5 and

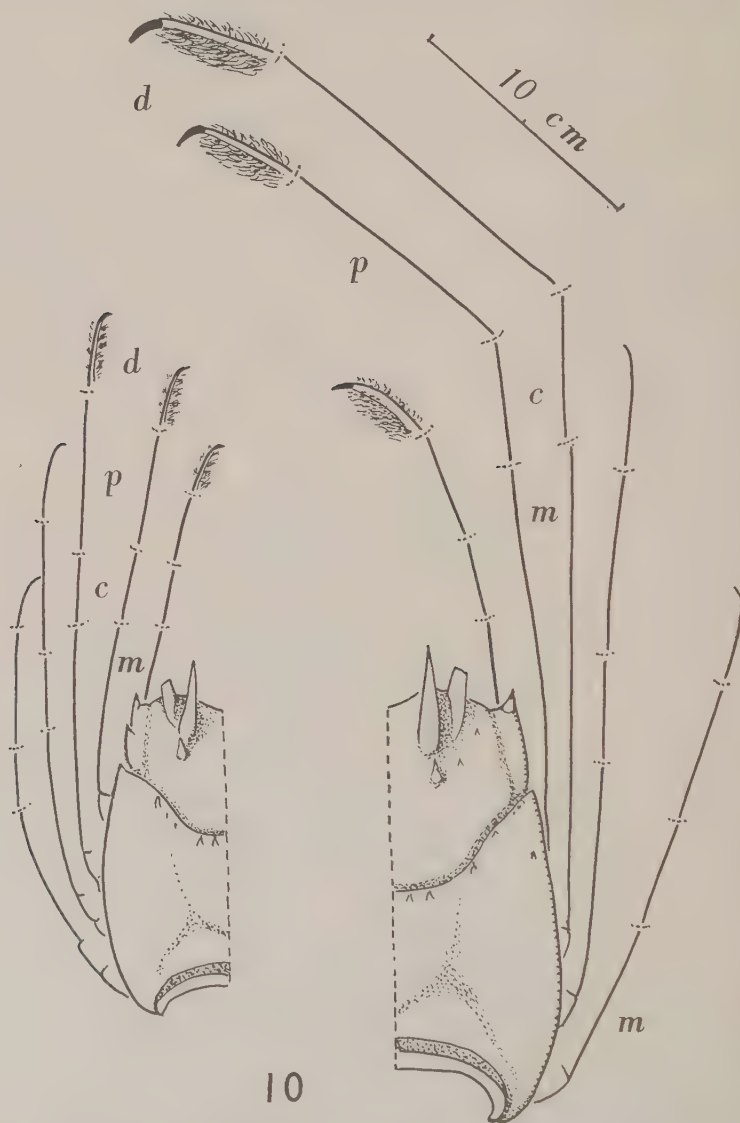
Eight of the imbricating scales behind the cervical furrow terminate in spines (two at each angle and four on the dorsum. x). There are fewer transverse striae on the tergites of the abdominal somites; some of these striae are very short, some are medially interrupted — see Figs. 8 and 9.

Most of these differences are merely a matter of degree and, in my opinion, of specific, not generic rank. The sculpturing on carapace, antennal peduncles, abdominal pleura and tail fan are of the same general type although they differ in detail (each has its characteristic pattern and these two are the only known species of *Palinuridae* with numerous transverse abdominal striae). Even the striking difference in the size and form of the first pair of peraeopods is one of degree and, although *Justitia longimana* and its variety *mauritiana* are unique among *Palinuridae* in having the dactylus so markedly curved, this one character greatly outweighs the many which they share with *japonica*. It would be interesting to know the reason for this curious exaggeration of the first pair of peraeopods in *longimana* and also how they develop. Are they more normal in size and shape in the early post-larval stages? How does the animal use the large subchela and on what does it feed?

Of the terminal subchelate portion in *J. longimana* Gruvel (1911, p. 17) says: "est l'exagération d'un caractère que nous retrouverons chez *P. [alinurus] garis*. Dans une patte atrophiée nous avons trouvé une simple petite épine longeant le propodite, avec le dactylopodite droit, en sorte que la pince n'était pas développée." Unfortunately Gruvel does not mention the size of the specimen that had this atrophied cheliped, nor whether the other partner was normal (fully developed). It may well be that peraeopod I in its early stages is more like that in other *Palinuridae* and that the "atrophied" limb figured by Gruvel (1911, p. 17, fig. 7 d) had undergone regeneration. In *Palinurus elephas* (Fabricius), better known as *vulgaris*, the first peraeopod becomes subchelate with age, and the subchela is stronger in the male than in the female (van der Heijde, 1940, p. 90, fig. 27 and p. 95). In *P. mauritanicus* Gruvel, on the other hand, the projection on the ventral propodal margin is absent or vestigial and there is no subchela (though I have seen no really large specimens of this species — but the subchela is evident in quite small specimens of *P. elephas*). Perhaps peraeopod I of *Justitia longimana* and of its variety undergoes allometric growth as compared with the rest of the animal, and that at a comparatively small size. In the genus *Jasus* peraeopods I may undergo allometric growth in very large specimens, becoming very robust and developing a spine near the distal ventral end of the propodus. For example, in specimens from Juan Fernandez a propodal spine is present (in addition to the much larger ones on merus and ischium) in males of carapace length 100 mm or over, becoming progressively larger with increase in carapace length. In females from the same locality of c.l. 88 to 131 mm this propodal tooth is absent or is represented by "an insignificant elevation" ¹). In a female and two

¹) Information supplied by Lr. Holthuis, based on specimens in the U. S. National Museum (letter of 25. i. 60).

males from New Zealand (*c.l.* 139, 93 and 154 mm, respectively) a propod spine is present. The material at my disposal is too scanty to enable me to judge whether or not this occurs in all *Iasus* species or is more pronounced in males.



Panulirus ornatus (Fabricius). Fig. 10. Diagrammatic sketches of carapace and pereopods of males from Zanzibar, to show allometric growth of pereopods II and III with age. *d.* Dactylus. *p.* Propodus. *c.* Carpus. *m.* Merus.

The following measurements of the two specimens from Mauritius are in mm. The total length of a pereopod is measured ventrally and includes coxa, basio-ischium; the individual segments are measured in the mid dorsal line.

	<i>mauritiana</i>	<i>japonica</i>
	♂, reg. no. 82.12	♂, 89.9. 6. 1
snout: 1. from rostrum	53.5	58.5
1. incl. horn	66.5	73.5
max. width	22.5	36.3
snout + telson 1.	c. 95.0	103.0
peropod I: total 1.	148.0	70.5
merus	59.0	26.0
carpus	20.0	13.7
propodus	48.0	12.5
„ (ventral)	59.0	16.0
dactylus (curved)	21.8	(straight) 10.0
peropod II: total 1.	107.0	85.0
merus	39.0	30.5
carpus	14.5	14.0
propodus	27.7	17.0
dactylus	14.4	12.2
peropod V: total 1.	90.0	70.0
merus	22.0	21.3
carpus	12.0	10.0
propodus	27.5	19.0
dactylus	14.0	10.5
area of eye: width	9.0	6.0
depth	7.5	3.4

According to entries in the register, each specimen was "purchased of Robillard" and did send rare specimens from Mauritius to the British Museum from time to time. As there is no other entry for 6th September, 1889, a mistake in the locality of the *japonica* specimen seems unlikely.

NOTE ON ALLOMETRIC GROWTH IN PANULIRUS ORNATUS (FABRICIUS).

I take this opportunity to mention a case of striking allometric growth of peraeopods II and III that I observed some years ago in the genus *Panulirus*. In 1951, the Peace Memorial Museum, Zanzibar, sent me for determination a number of specimens of *Panulirus* species. Included in this material were two male specimens of *Panulirus ornatus* (Fabricius) in which difference in the relative lengths of peraeopods II and III is very marked. Each specimen is represented diagrammatically, at the same reduced scale, in Fig. 10. The smaller specimen (*c.l.* = 110 mm) has peraeopods II and III relatively short, exceeding peraeopod I or IV by the length of the dactylus (II) or by the dactylus and about one-third of the propodus (III). In the much larger male (*c.l.* = 145 mm) peraeopods II and III are now very much longer than either I or IV and, as the diagrams show, this is

chiefly due to a great lengthening of the merus and of the propodus in each age. In the actual specimen peraeopods II and III extend forwards, continuing the long axis of the carpus, but (to save space) they are bent inwards in the diagram in a rather unnatural way. With age also, the setae on the dactyli of peraeopods I to III especially are much more conspicuous.

It is highly probable that other species of the genus *Panulirus* exhibit the kind of phenomenon. This could best be studied by those who have access to numerous specimens obtainable in tropical fish markets, for example, or work in tropical fishery research stations.

RÉSUMÉ

Un second spécimen de *Nupalirus japonicus* Kubo, 1955, un mâle de l'île Maurice, est figuré, et comparé au mâle holotype de *Justitia longimana* var. *mauritiana* (Miers, 1882). Comme les deux espèces ont une carapace à sculpture fortement squamiforme, quatre à sept fines stries transverses sur les somites abdominaux 2 à 5, des serrulations dorsales sur les épines orbitaire, et d'autres caractères communs, elles sont considérées comme congénériques, malgré la notable différence de taille et de forme du péréiopode I. L'espèce de Kubo devient ainsi *J. japonica* (Kubo). Une définition du genre *Justitia* est donnée pour inclure les deux espèces.

L'auteur attire l'attention sur un cas de croissance allométrique marquée des péréiopodes II chez un grand spécimen de *Panulirus ornatus* (Fabricius); on peut probablement observer des phénomènes similaires chez d'autres espèces du genre.

LIST OF WORKS CITED

- GRUVEL, A., 1911. Contribution à l'étude générale systématique et économique des Palinuridae. Inst. océan. Paris, **3** (4): 1-56, 22 text-figs., 6 plates.
- HEIJDE, W. D. VAN DER, 1940. Das Skelett und die Kiemen von *Palinurus vulgaris* Latr.: 46 text-figs. (Paris, Amsterdam).
- HOLTHUIS, L. B., 1946. The Decapoda Macrura of the Snellius Expedition. I.: 1-178, plates (Brill, Leiden).
- KUBO, I., 1955. Systematic studies on the Japanese Macrurous Decapod Crustacea. 5. A new nudid, *Nupalirus japonicus*, gen. et sp. nov. Journ. Tokyo Univ. Fish., **41** (2): 185-188, xii-xiii.
- MIERS, E. J., 1882. On Crustaceans from Mauritius. Proc. zool. Soc. London for June 6: 52, plate xxxvi.

SEASONAL POPULATION CHANGES AND HOST RELATIONSHIPS OF *COCHERES MAJOR* (WILLIAMS), A CYCLOPOID COPEPOD FROM PELECYPODS ¹⁾

BY

ARTHUR G. HUMES and ROGER F. CRESSEY

Department of Biology, Boston University, Boston, Massachusetts

Cyclopoid copepods living on or in other invertebrates are known mostly from limited collections. Seasonal variations in populations of these copepods have been studied relatively little. Grainger (1951) pointed out population changes during one year of *Mytilicola intestinalis* Steuer, 1902, a copepod living in the intestine of the edible mussel, *Mytilus edulis* (Linnaeus). His observations, made at monthly intervals (with one month excepted) were centered upon a single *Mytilus* bed at Fountainstown, Co. Cork, Ireland. Immature stages were present in small numbers in November and December, and none in June or July. Adults were present at a low level in September, and reached their highest numbers in November and February. Adult males were in excess throughout the year. Oviparous females were present all year, but more females carried egg sacs in summer. Larger mussels were more heavily infested than smaller ones. Hepper (1956) and Meyer and Grainger (1951) listed infestations of *Mytilicola intestinalis* in mussels, but, since their samples were taken at irregular intervals from many different localities (11 in Britain and 60 in Germany respectively), their data give little information on seasonal population cycles.

Seasonal fluctuation in the population of *Leptinogaster histrio* (Pelseneer, 1883) in the pelecypod *Corbulomya maeotica* Milatchevici in the Black Sea has been reported by Bacescu, Dumitrescu, Manea, Por, and Mayer (1957, p. 347) and by Bacescu and Por (1959). These investigators found the copepod living in *Corbulomya* in the summer. In the winter, when it was apparently absent from clams, they collected it free-living among the bottom fauna. Bocquet and Stock (1958) listed samples of *Leptinogaster histrio* from *Macoma balthica* (Linnaeus) at eight localities in Holland, collected at irregular intervals (from April through August) in 1950, 1951, 1954, and 1955. Seasonal variations in these samples are not evident, however, because of the lack of winter collections and because the collections were not made in one locality, where the ecological conditions would be similar.

¹⁾ This study was supported by a grant from the National Science Foundation.

The species of *Myocheres*²), *M. major* (Williams, 1907), *M. inflata* (Williams, 1907), 1956, *M. scobina* Humes and Cressey, 1958, and *M. dentata* Humes and Cressey, 1958, are known in each case only from a few random collections. None of these species has been studied from the point of view of population fluctuations throughout an entire year.

The species of the genus *Myocheres* are apparently associated only with

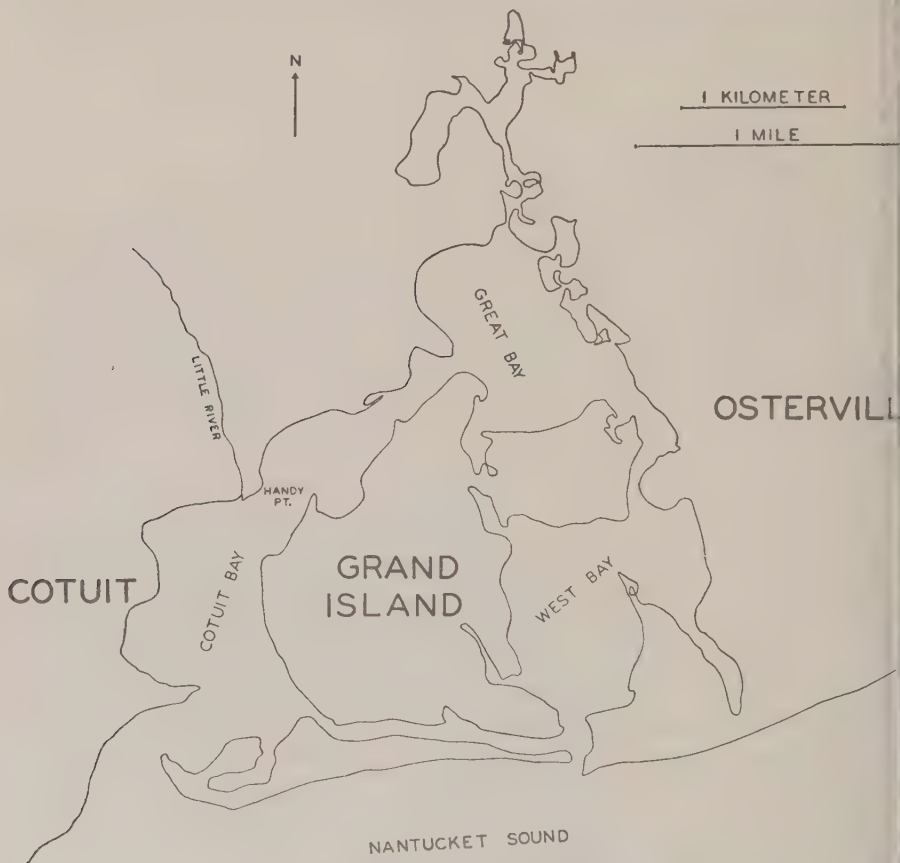


Fig. 1. Location of Handy Point at Cotuit, Massachusetts.

cypods, where they inhabit the mantle cavity. The scattered collections of these species which have been made to date indicate a moderate degree of host specificity. *M. major* has been reported by Williams (1907) from *Mya arenaria* Linnaeus, *Mya mercenaria* Linnaeus, and *Macoma solidissima* Dillwyn in Rhode Island, by Humes (1947) (under the name *Mycicola spinosa*, which has been shown by M. S. Wilson (1950, to be synonymous with *M. major*) from *Tagelus gibbus* (Spengler), Dillwyn.

²) Bocquet and Stock (1958) have synonymized *Strongylopleura* Pelseneer, 1928, and *Myocheres* M. S. Wilson, 1950, with *Leptinogaster* Pelseneer, 1928. For the purposes of this study, however, we have retained the generic name *Myocheres*.

us Reeve, and *Venus mercenaria* in North Carolina, and by Causey (1953) in *Pholas costata* Linnaeus in Louisiana. *M. inflata* has been found by Allen (1956) in *Divaricella quadrisulcata* d'Orbigny and *Lucina pennsylvanica* Linnaeus in the Bahamas. *M. scobina* is known from *Tellina nymphaelis* Lamarck, *Tagelus sulcatus* Sowerby, and *Iphigenia laevigata* Gmelin, and *M. dentata* from *Mactra stans* (O. G. Costa) and *Dosinia lupinus afra* Gmelin, both in West Africa (James and Cressey, 1958). These records have been based mostly upon relatively small numbers of hosts examined, upon hosts from various localities, or upon single, unsorted collections. For the determination of preferred natural hosts it would be desirable to examine large numbers of pelecypods from a single locality over a period of more than one year.

The conditions met at Cotuit, Massachusetts, fulfilled the requirements of such a study. The clam hosts were abundant there and living in the same general area, the degree of infestation by the copepods was high (100 per cent in *Tagelus* from July through September), and the seasonal changes in temperature at that latitude provided an obvious variable.

The copepods used in this study were collected at Handy Point (Fig. 1) in Cotuit Bay, near the community of Cotuit, in the town of Barnstable, on Cape Cod, Massachusetts, at approximately 41°37'20"N, 70°25'32"W. The exact area in which the clams were dug comprised a strip of sandy beach between the tip of Handy Point and Little River, a small stream entering the bay about 200 meters to the west. The specimens of *Tagelus* came from the sand on the southern shore of the point, those of *Mya* from the sandy beach between that region and the mouth of Little River, and those of *Venus* and *Ensis* from the sand flat off the mouth of Little River.

COLLECTIONS

Twenty-three collections of *Tagelus* and *Mya* were made at intervals of 4-6 weeks, beginning November 29, 1957, and ending October 31, 1959. The exact date of each collection was determined by the time of convenient low tide. *Venus* and *Ensis* were collected only when the weather and tide made it feasible, and only in small numbers. The size of the samples of *Tagelus* and *Mya* was set at 25, a figure which was regarded as minimal to produce statistically reliable infestation data. The total number of *Tagelus* and *Mya* examined was thus in each collection 575. So far as possible, the 25 clams in each sample were taken at random and selected for size, except that very young individuals were ignored. The specimens of *Tagelus* ranged from 54-105 mm in length. The specimens of *Mya* varied from 10-30 mm, all sexually mature, since the length at sexual maturity in Massachusetts waters is known to be about 39 mm (Belding, 1931).

The temperature of the sea water which seeped into the recently dug holes, in which the clams had been removed, was measured to the nearest half degree. The peaks recorded for the two summers were 23° and 25°C, and the low temperatures for the two winters were 3° and -3°C. The first winter was milder than

the second, with no sea ice observed on the beach. The second winter, however, was more severe, with sea ice covering the sand at the time of the December, January, and February collections. (In January this ice was 10 cm thick and the temperature was -11°C .) Many *Tagelus* were found dead and partly decayed during February and March, their deaths perhaps related to the blocking of normal tidal flow by the thick ice during January or to the freshwater from melting snow and ice.

The pelecypods were individually isolated, as soon as removed from the sand in dishes of filtered sea water. In the laboratory the clams were measured, opened and the copepods washed out by shaking the clams well in sea water. The copepods were later recovered from the sediment, after alcohol had been added.

The instars were determined after clearing the copepods in lactic acid. Certain readily observable features in each instar were used as identification marks. Copepodid I has a 5-segmented body, *Saphirella*-like in shape, and only two pairs of legs. Copepodid II has a 6-segmented body of a more typical *Myocheeres* form with three pairs of legs. Copepodid III has a 7-segmented body and four pairs of legs. Copepodid IV has an 8-segmented body and sexual differentiation is readily apparent, with the maxilliped of the male having four podomeres but that of the female having only one podomere. Copepodid V has a 9-segmented body and the sexes may be easily differentiated also by the maxilliped, which in the male has four podomeres but in the female is knoblike. The adult males and females may be separated without difficulty on the basis of the form of the maxillipeds and the genital segment.

COPEPODS IN *TAGELUS*

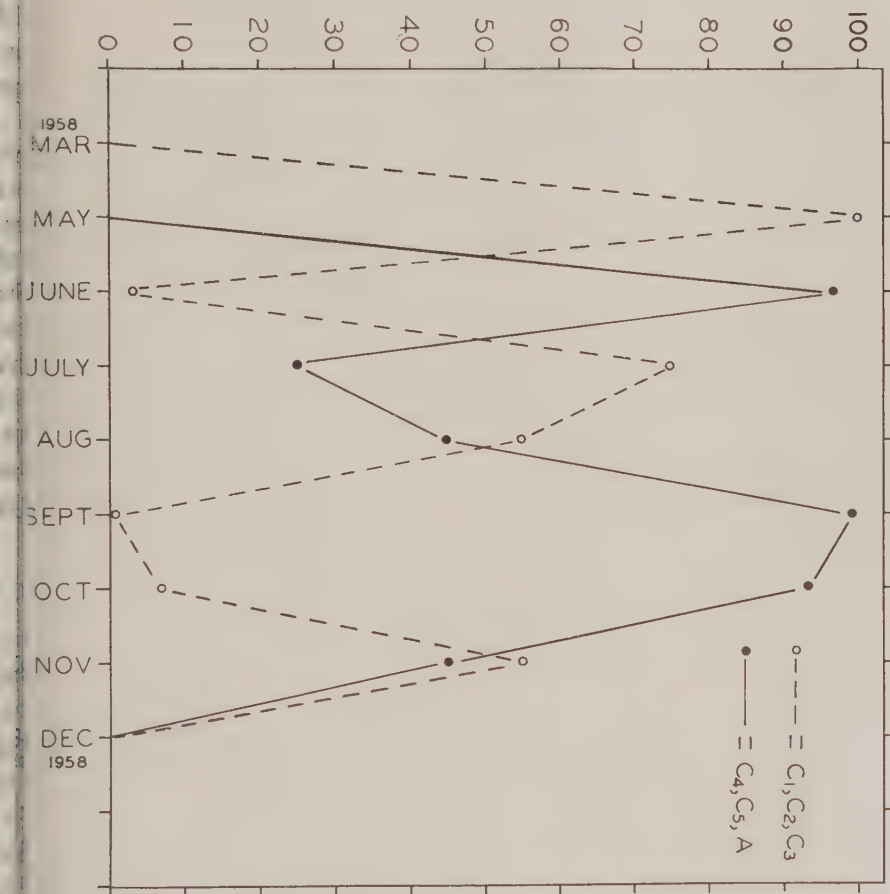
In *Tagelus gibbus* the winter population of copepods was reduced to a low level during certain months (January-March in the first winter and December-March in the second winter) (see Table I). Only one collection in the first winter was negative, but in the second winter there were three negative months, a phenomenon probably associated with the much colder sand-water temperatures.

The incidence of copepods during the warmer months pointed to the existence of two generations and the beginning of a third generation each year (see Figure 1 and Table II). Copepodid I of the first generation appeared first in very late March or April (see Table I). In April 1959 this stage appeared suddenly in large numbers (362 out of 25 *Tagelus*), when for the preceding four months there had been none. This apparently indicated that the sixth nauplii or first copepodid entered the clams from outside sources in large numbers when the sand-water temperature had risen to about $7-11^{\circ}\text{C}$. (The nauplii of *Myocheeres* are believed to be free-living. Nine nauplii were found in *Tagelus* during the entire span of 18 months, but we have been unable to identify these nauplii as belonging to *Myocheeres*). In May 1958 Copepodid I was present in fairly large numbers (10) but a great number of Copepodid II was also present (1118) and even more Copepodid III (289). This indicated that the initial appearance of this stage

been early in April, a supposition supported by the finding of a Copepodid in March 31.

The duration of Copepodid I of the first generation was brief, probably only about a week, an estimate based upon the early appearance of Copepodid II. The

PERCENT OF THE TOTAL NUMBER OF
COPEPODS FOUND IN THE SAMPLE



2. The percentage of adults and copepodids of *Myocheres major* in each of nine successive samples (March-December, 1958) of *Tagelus gibbus* at Cotuit, Mass. Copepodids I, II and III have been shown as one group, and Copepodids IV, V and adults as another. Two complete generations and the beginning of a third are indicated. (The very small numbers of copepods in the March and December collections (see Table 1) have been omitted, since showing these as percentages would have been placed undue emphasis upon them).

and stage copepodids appeared in large numbers in May of the first year (18). The peak abundance of Copepodid II in the second year occurred between April and May collections. This stage probably lasted about a week or ten days.

TABLE I. *The numbers of adults and copepodids of Myocheeres ma*

date	Nov. 29, 1957	Dec. 30	Jan. 31	Mar. 2	Mar. 31	May 3	June 2	July 4
collection number	1	2	3	4	5	6	7	8
sand-water temperature in degrees C	8.5°	4°	5°	3°	6.5°	8°	16°	23°
number of adult males	13	2	—	—	—	—	70	83
number of adult females	15	3	1	—	—	—	16	93
total number of adults	28	5	1	—	—	—	86	176
number of C5 males	1	2	—	—	—	—	34	2
number of C5 females	5	2	—	—	—	—	91	2
total number of C5	6	4	—	—	—	—	125	4
number of C4 males	3	3	2	—	—	—	9	5
number of C4 females	8	9	—	—	—	—	33	5
total number of C4	11	12	2	—	—	—	42	10
total number of C3	7	8	—	—	—	289	8	85
total number of C2	2	3	—	—	—	1118	1	405
total number of C1	3	—	—	—	1	59	—	59
total number of copepods (all stages)	57	32	3	—	1	1466	262	739
total number of ovigerous females	3	—	—	—	—	—	—	54
per cent of females								
ovigerous	20%	—	—	—	—	—	—	58%

gerous females in 23 successive samples of *Tagelus gibbus* at Cotuit.

Dec. 13	Jan. 10	Feb. 28	Mar. 27	Apr. 25	May 23	June 21	July 19	Aug. 19	Sept. 19	Oct. 31, 1959	total
13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	
—2°	—3°	0°	4°	11°	16°	20°	21°	25°	16°	11°	
—	—	—	—	—	104	64	310	371	263	27	1632
—	—	—	—	—	3	85	132	139	174	34	833
—	—	—	—	—	107	149	442	510	437	61	2465
—	—	—	—	—	478	—	205	627	143	3	1708
—	—	—	—	—	349	—	180	280	147	—	1284
—	—	—	—	—	827	—	385	907	290	3	2992
—	—	—	—	—	44	—	218	809	77	2	1510
—	—	—	—	—	185	—	263	980	166	6	2024
—	—	—	—	—	229	—	481	1789	243	8	3534
2	—	—	—	—	10	8	557	1509	111	6	3559
—	—	—	—	31	—	21	314	970	15	1	3445
—	—	—	—	362	—	78	38	20	—	5	736
2	—	—	—	393	1173	256	2217	5705	1096	84	16731
—	—	—	—	—	—	39	23	5	39	8	179
—	—	—	—	—	—	47%	17%	3.6%	22%	24%	

TABLE II

The incidence of the adult and copepodid stages of Myocheeres major in 23 successive samples of Tagelus gibbus at Cotuit, expressed in per cent of the total number of copepods found in the sample.

Date	Nov. 29, 1957																							Oct. 31, 1959	
Coll. no.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23		
Adults	49	16	+	0	0	0	33	24	9	57	82	34	0	0	0	0	0	9	58	20	9	40	72		
C5	11	12	0	0	0	0	48	+	12	35	5	3	0	0	0	0	0	70	0	22	31	22	10		
C4	19	38	+	0	0	0	16	1	24	7	6	8	0	0	0	0	0	20	0	17	16	27	4		
C3	12	25	0	0	0	20	3	12	33	1	2	14	+	0	0	0	0	1	3	25	27	10	7		
C2	4	9	0	0	0	76	+	55	19	0	0	23	0	0	0	0	8	0	8	14	17	1	1		
C1	5	0	0	0	+	4	0	8	3	0	5	18	0	0	0	0	92	0	31	2	+	0	6		
					I					II				III				I				II			III

+ = a trace (see Table I)

Copepodid III of the first generation reached its peak in May, probably in the first half of the month, and lasted a week or ten days. Copepodid IV reached maximum about the middle of May and lasted about two weeks. Copepodid V was present in greatest numbers in the last part of May or early June, and lasted probably from 2-4 weeks.

First generation adults appeared in late May or early June, when the sand-water temperature had risen to 16°C. In both years the males first appeared in much larger numbers than the females (70 : 16, 104 : 3). Then in the next collection the sex ratio was more nearly equal (83 : 93, 64 : 85). It was at this time that the first ovigerous females were seen (58 per cent of them ovigerous in the first year, 47 per cent in the second year). The later history of the first generation merged with the second generation.

The source of the first generation is not known. Sixth nauplii or first copepodids, possibly free-living, may enter the clams in large numbers, attracted there by unknown factors. Or ovigerous females may overwinter in the clams, with their eggs hatching in the late spring. The second alternative seems unlikely, since the incidence of copepods during the winter months was extremely low and since the sudden numbers of Copepodid I were so large.

Once the first generation was established in late April or May development was rapid, with the copepodid stages succeeding one another quickly until the adults appeared in late May or early June. By this time, only about a month after their first appearance, Copepodid I was exhausted, with none of this stage showing in either year.

It was not until late June or early July that the second generation Copepodid I appeared. Perhaps under the influence of the elevated sand-water temperatures (20-23°C) the eggs from the first generation had already hatched, naupliar development had been completed, and sixth nauplii or first copepodids entered the clams in large numbers.

Once the second generation Copepodid I became established in the clams, the copepodid instars succeeded one another rapidly as before. Second generation adults first appeared in the middle of July (second year) or in the middle of August (first year), their numbers, added to the first generation adults already present, producing a sudden increase in total number. The peak of development of second generation adults occurred in the middle of August, when the sand-water temperature was 22-25°C. (The peak of the first generation adults was not so evident because of the smaller total numbers of copepods involved and the masking effect of the second generation, but probably occurred in late June or early July). The first ovigerous females of the second generation were difficult to detect statistically. Although the percentages of ovigerous females following the first generation were much lower (first year 6, 12, and 11 per cent, second year 17, 4, 22, 24, and 10 per cent), the absolute numbers of ovigerous females were considerable in these warmer months because of the large numbers of females. The last ovigerous

TABLE III. *A comparison of the number of Myocheeres major per clam*

date	Nov. 29, 1957	Dec. 30	Jan. 31	Mar. 2	Mar. 31	May 3	June 2	July 4	
collection no.	1	2	3	4	5	6	7	8	
average number of copepods in clams above average length	2.3	2.1	0.5	0	0.1	66.5	13.0	32.2	138
average length of clams in sample in mm	79	80	77	79	80	82	85	80	
average number of copepods in clams below average length	1.9	0.3	0	0	0	39.5	8.1	16.0	85

females were seen in October (first year) or November (1957 collection), when the sand-water temperature had dropped to 8.5-11°C.

A third generation began to build up in November, but never went beyond copepodid stages. The source for the Copepodid I of this generation was presumably the sixth nauplii or first copepodids from the second generation. The lower temperature in December probably prevented these copepodids from becoming adults. In warmer climates a third generation would perhaps be completed.

The three generations may be seen in Table 2 and in Fig. 2.

The copepods in *Tagelus* may survive the harsh winter months as stragglers in both copepodid and adult stages. (The complete absence of copepods in certain of the winter months may have been due to the relatively small samples of clams.) On the basis of the observations of Bacescu *et al.* (1957) and Bacescu and Bacescu (1959), indicating *Leptinogaster histrio* to be free-living in winter but inhabiting clams in summer, one might surmise that such might be the case in *M. major*. We examined extensive plankton and bottom samples taken at a depth of 0.5 meters low tide off Handy Point on February 20, 1960, but failed to find any stages of *Myocheeres*. On this same date, when the sand-water temperature was 3°C, specimens of *Tagelus* and 25 *Mya* contained no *Myocheeres*.

It is interesting to note that Grainger (1951) found the maximum adult population of *Mytilicola intestinalis* in southern Ireland from November to February.

and below average size in 23 successive samples at Cotuit.

Dec. 13	Jan. 10	Feb. 28	Mar. 27	Apr. 25	May 23	June 21	July 19	Aug. 19	Sept. 19	Oct. 31, 1959	total averages
13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	
0.1	0	0	0	21.2	56.5	13.2	84.7	250.2	45.6	3.5	34.4
69	61	87	87	91	87	79	91	88	90	80	81.3
0.7	0	0	0	10.5	29.4	7.7	88.9	195.2	40.0	2.8	23.3

This difference may be correlated with local temperatures (unreported by Grain-
er).

In the summer months the numbers of copepods in *Tagelus* may be very large. Each of two clams in August 1959 contained 370 copepods, including both copepods and adults. In the first year 100 per cent infestation of the clams occurred in May-September, and in the second year late April-September.

Summer populations in *Tagelus* generally showed more adult males than females, especially after the appearance of the second generation. This was probably not a distorted sex ratio, but rather was possibly based upon a longer life span of the males, which thus accumulated from both the first and second generations.

In *Tagelus* the copepods were (with two collections excepted) more numerous on host clams above average length than below (see Table III). The discrepancy in the December 1958 collection may be attributed to the extremely small number of copepods present, and that of the July 1959 collection to the unusually large size of the clams in the sample (83-105 mm, average length 91 mm). When the clam lengths and the numbers of copepods in the August 1958 and 1959 samples (months with the greatest numbers of copepods) were compared, the moderately significant coefficient of correlation of 0.56 was obtained. The greater infestation of the larger clams probably cannot be attributed to the annual increment in copepod numbers, since the winter months showed an almost complete decline of the

TABLE IV. *The numbers of adults and copepodids of Myocheres m*

date	Nov. 29, 1957	Dec. 30	Jan. 31	Mar. 2	Mar. 31	May 3	June 2	July 4
collection number	1	2	3	4	5	6	7	8
sand-water temperature in degrees C	8.5°	4°	5°	3°	6.5°	8°	16°	23°
number of adult males	—	—	—	—	—	—	49	2
number of adult females	1	—	—	—	—	—	16	3
total number of adults	1	—	—	—	—	—	65	5
number of C5 males	—	—	—	—	—	—	3	1
number of C5 females	—	—	—	—	—	—	6	—
total number of C5	—	—	—	—	—	—	9	1
number of C4 males	—	—	—	—	—	—	1	17
number of C4 females	—	—	—	—	—	—	1	43
total number of C4	—	—	—	—	—	—	2	60
total number of C3	—	—	—	—	—	19	2	64
total number of C2	—	—	—	—	—	14	1	90
total number of C1	—	—	1	—	—	8	—	40
total number of copepods (all stages)	1	—	1	—	—	41	79	260
total number of ovigerous females	—	—	—	—	—	—	1	1
per cent of females ovigerous	—	—	—	—	—	—	6%	33%

ous females in 23 successive samples of *Mya arenaria* at Cotuit.

Dec. 13	Jan. 10	Feb. 28	Mar. 27	Apr. 25	May 23	June 21	July 19	Aug. 19	Sept. 19	Oct. 31, 1959	total
13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	
—2°	—3°	0°	4°	11°	16°	20°	21°	25°	16°	11°	
—	—	—	—	—	14	6	34	130	32	—	362
—	—	—	—	—	11	5	16	62	31	—	173
—	—	—	—	—	25	11	50	192	63	—	535
—	—	—	—	—	3	1	9	32	6	—	104
—	—	—	—	—	1	—	8	30	3	—	83
—	—	—	—	—	4	1	17	62	9	—	187
—	—	—	—	—	—	—	7	22	1	—	88
—	—	—	—	—	—	1	7	33	—	—	148
—	—	—	—	—	—	1	14	55	1	—	236
—	—	—	—	—	—	16	17	42	5	—	270
—	—	—	—	5	—	11	10	37	—	—	201
—	—	—	—	12	—	6	2	9	—	—	106
—	—	—	—	17	29	46	110	397	78	—	1535
—	—	—	—	—	—	3	3	7	14	—	39
—	—	—	—	—	—	60%	19%	11%	45%	—	

TABLE V

The incidence of the adult and copepodid stages of Myocheeres major in 23 successive samples of Mya arenaria at Cotuit, expressed in per cent of the total number of copepods found in the sample.

Date	Oct. 31, 1959																						
Coll. no.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
Adults	+	0	0	0	0	0	82	2	16	95	+	+	0	0	0	0	0	86	23	46	48	81	0
C5	0	0	0	0	0	0	11	+	20	3	0	0	0	0	0	0	0	14	2	15	16	12	0
C4	0	0	0	0	0	0	3	23	24	0	+	0	0	0	0	0	0	0	2	13	14	1	0
C3	0	0	0	0	0	46	3	25	25	2	0	0	0	0	0	0	0	0	36	15	11	6	0
C2	0	0	0	0	0	34	1	35	8	0	0	0	0	0	0	0	29	0	24	9	9	0	0
C1	0	0	+	0	0	20	0	15	7	0	0	0	0	0	0	0	71	0	13	2	2	0	0

+ = a trace (see Table IV)

The Roman numerals suggest the initiation of the first and second generations.

epods. Rather it is probably brought about by unknown factors (spatial requirements, changes accompanying ageing, etc.) in the clams. The work of Grainger (1951) on *Mytilicola intestinalis* showed a similar relationship between clam size and copepod numbers.

reference in clam size of each of the copepodid and adult stages could not be demonstrated clearly. When an analysis was made of infestation data in seven mer samples (collections 6, 7, 8, 9, 18, 19, and 21), the average number of copepods per clam above average size compared with the average number of copepods per clam below average size showed almost no increase in Copepodid I (+ 0.1) and adults (+ 0.6), but in the intermediate copepodids showed considerable increase (II, + 8.6; III, + 7.4; IV, + 4.9; and V, + 6.1). This apparent preference of copepodids II-V for larger clams is difficult to explain.

The only copepods other than *M. major* found in *Tagelus* were *Ostrincola gracilis* C. B. Wilson, 1944, *Pontoclausia* sp., and *Hemicyclops* sp. Compared to *M. major*, of which the total number of all stages was 16,731, *O. gracilis* occurred in relatively small and varying numbers. In the 23 collections (the total number of adults and copepodids) was 595, only about 1/28 of the total number of *Myochores*. *Ostrincola* was present in the clams in moderate numbers even in the winter months. In eight winter collections (2-5 and 13-16) the average number per clam was 0.64 and in eight summer collections (7-10 and 19-22) 1.08. One collection (June 2, 1958) was negative. The maximum number in any collection was 59 on November 15, 1958. The average number of *Ostrincola* in all the collections was 27. A single specimen of *Pontoclausia* sp. was found in October 1958, and one specimen of *Hemicyclops* sp. in August 1959.

COPEPODS IN MYA

In *Mya arenaria* there were also two complete generations each year (see Table V). The data collected did not show the beginning of a third generation as in *Tagelus*.

The first generation appeared in the early copepodid stages in late April or early May (see Table V). Development was rapid and the first adults occurred in late May or early June. The numbers of first generation adults diminished rapidly over the next few weeks. Copepodid I of the second generation appeared in late June or early July, development was rapid, and the second generation adults appeared in the latter part of July or the middle of August. The copepods in *Mya* appeared in the first year during December-March (with the exception of one copepodid I in January) and in the second year during the same months. The greater number of completely negative months in *Mya* probably reflects the scarcity of copepods in this host as well as the reduction in numbers of copepods during the winter months.

The summer population of copepods in *Mya* never built up to the same extent

TABLE VI. *A comparison of the number of Myocheeres major per*

date	Nov. 29, 1957	Dec. 30	Jan. 31	Mar. 2	Mar. 31	May 3	June 2	July 4
collection no.	1	2	3	4	5	6	7	8
average number of copepods in clams above average length	0	0	0	0	0	1.6	3.2	11.8
average length of clams in sample in mm	53	61	60	55	58	73	83	82
average number of copepods in clams below average length	0.1	0	0.1	0	0	2.0	2.6	9.8

as in *Tagelus*. The total number of copepods found in *Mya* (1535) represents almost entirely warm month populations.

In months where sufficient copepods occurred to be statistically reliable, copepods, as in *Tagelus*, seemed to be more abundant in clams above average than below (see Table VI). The coefficient of correlation for the clam lengths and the numbers of copepods in the two August collections was 0.21. This poor correlation may be attributable in part to the relatively small numbers of copepods compared with *Tagelus*.

Only two nauplii were found in *Mya*, but neither could be identified as belonging to *Myocheeres*.

Other features of the infestation in *Mya*, such as the rise or decline of numbers of ovigerous females, the preferences of particular developmental stages for clam size, etc., could not be clearly determined because of the small number of copepods in the samples.

The total number of copepods of all stages in *Tagelus* (16,731) was 10.9 times that in *Mya* (1,535).

The only other copepods found in the 575 *Mya* were three specimens of *Oscodonta gracilis*, two in December 1957 and one in January 1958.

COPEPODS IN OTHER PELECYPODS

Myocheeres major was found sporadically in very small numbers in random warm month samples of *Venus mercenaria* and *Ensis directus* (Conrad). No *M. major*

and below average size in 23 successive samples at Cotuit.

Dec. 13	Jan. 10	Feb. 28	Mar. 27	Apr. 25	May 23	June 21	July 19	Aug. 19	Sept. 19	Oct. 31, 1959	
										total averages	
13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	
0	0	0	0	0.8	1.9	2.1	5.2	16.8	3.4	0	3.3
61	51	75	65	83	75	75	62	67	56	51	66.9
0	0	0	0	0.6	0.5	1.5	3.8	14.4	2.7	0	2.0

urred in random warm month samples of *Mytilus edulis* (Linnaeus), *Modiolus*, *Mytilus plicatulus* Lamarck, *Pecten irradians* Lamarck, or *Petricola pholadiformis* Lamarck, all from the same small area where the *Tagelus* and *Mya* were collected.

CONCLUSIONS

Whether or not the population changes and host preferences described at Cotuit can be safely predicted for other geographical areas with similar ecological conditions remains for future investigations to determine. The data obtained at Cotuit, however, permit certain conclusions to be drawn.

1) *Tagelus gibbus* is the preferred host of *Myochores major*, *Mya arenaria*, *Ensis directus* in preference though much less infested, and *Venus mercenaria* and *Ensis directus* are only occasional hosts.

2) *Ensis directus* is a previously unreported host.

3) The problems of what happens to the nauplius stages and how infestation of the clams occurs remain unsettled. Presumably the nauplii, newly emerged from the eggs, leave the clams and develop elsewhere. Apparently either the sixth nauplius or the first copepodid enters the clams in large numbers to begin the infestation, in *Tagelus* in late March or April, in *Mya* in the latter part of April.

4) Once established in the clams, two complete generations and the copepodid stages of a third generation occur in *Tagelus*, but only two generations in *Mya*.

5) Ovigerous females occur in *Tagelus* from June through November, and in *Mya* from June through September.

6) The greatest population of copepods occurs in August in both *Tagelus* and *Mya*.

7) The adult males in summer populations in both *Tagelus* and *Mya* possibly have a longer life span than the females. As the season progresses produces a disproportionate number of adult males.

8) The population of copepods in clams in winter dies down to a very low level. It is possible that a few copepods of various stages may pass the winter in the clams as stragglers.

9) In both *Tagelus* and *Mya* the copepods show a preference for clams larger than average size.

10) Other copepods occurring in *Tagelus* are *Ostrincola gracilis* (in relatively small and varying numbers), *?Pontoclausia* sp. (extremely rare), and *Hemicyclops* sp. (also very rare). In *Mya* only *O. gracilis* occurs (in extremely small numbers) in addition to *M. major*. These constitute new host records.

RÉSUMÉ

Sur 23 échantillons de Bivalves prélevés en deux ans à Cotuit, Massachusetts, *Myocheeres inflata* a été trouvé le plus fréquemment chez *Tagelus gibbus*, beaucoup moins souvent chez *Mya arenaria* et seulement occasionnellement chez *Venus mercenaria* et *Ensis directus* (ce dernier étant encore non signalé). Le copépodite I est apparu dans les Mollusques à la fin de mars, et en juin le développement a été rapide pendant les mois d'été, avec deux générations complètes de copépodites d'une troisième chez *Tagelus*, mais seulement deux générations chez *Mya*. C'est en fait que la population de Copépodes est la plus nombreuse. Aucun nauplius identifiable à *Myocheeres* n'a été trouvé. Les mâles adultes devenaient plus abondants que les femelles au fur et à mesure que la saison s'avance. Les femelles ovigères étaient présentes chez *Tagelus* de juin à novembre et chez *Mya* de juin à septembre. Les copépodes manifestaient une préférence pour les coquillages de taille supérieure à la moyenne. En hiver la population de Copépodes dans les coquillages était considérablement réduite, avec certains échantillons de Mollusques complètement indemnes. On suppose que les Copépodes passent l'hiver soit dans les coquillages, soit sous la forme de stades libres dans la faune benthique. En plus de *M. major*, *Ostrincola gracilis* (en petit nombre), *?Pontoclausia* sp. (rare), et *Hemicyclops* sp. (rare) ont été trouvés chez *Tagelus*, et *Ostrincola gracilis* chez *Mya*, tous étant signalés pour la première fois dans ces hôtes.

REFERENCES

- ALLEN, J. A., 1956. *Myocheeres inflata* a new species of parasitic copepod from the Bahamas. *Parasitol.*, **42**: 60-67.
- BACESCU, M., H. DUMITRESCU, V. MANEA, F. POR, and R. MAYER, 1957. Les sables à *Corbula* (*Aloidis*) *maeotica* Mil. — base trophique de premier ordre pour les poissons de la Mer Noire. Aspect hivernal de la biocénose à *Corbulomya* des eaux roumaines. *Trav. Mus. Hist. Nat. „Gr. Antipa”*, **1**: 305-374.
- BACESCU, M. and F. POR, 1959. Cyclopoide comensale (Clausidiide si Clausiide) din Marea Neagra. si descrierea unui gen nou, *Pontoclausia* gen. nov. *Acad. Republ. Pop. Rom., Omagiu Ti. Savulescu*: 11-30.
- BELDING, D. J., 1931. The soft-shelled clam fishery of Massachusetts including the natural history of the soft-shelled clam and a discussion of sewage pollution and shellfish. *Commonwealth of Mass., Dept. Conserv., Div. Fish and Game, Marine Fisheries*, Ser. no. 1: 1-65.
- BOCQUET, C. and J. H. STOCK, 1958. Copépodes parasites d'invertébrés des côtes de la Méditerranée. IV. Sur les trois genres synonymes de copépodes cyclopoïdes, *Leptinogaster* Pelseneer, *Stridoloppleura* Pelseneer et *Myocheeres* Wilson (Clausidiidae). *Arch. Zool. Exp. Gén.*, **96**: 71-81.

- SEY, D., 1953. Parasitic Copepoda from Grand Isle, Louisiana. Louisiana State Univ., Occ. Papers Mar. Lab., **7**: 1-18.
- INGER, J. N. R., 1951. Notes on the biology of the copepod *Mytilicola intestinalis* Steuer. Parasitol., **41**: 135-142.
- PER, B. T., 1956. The European flat oyster, *Ostrea edulis* L., as a host for *Mytilicola intestinalis* Steuer. J. Anim. Ecol., **25**: 144-147.
- ES, A. G. and R. F. CRESSEY, 1958. Copepod parasites of mollusks in West Africa. Bull. Inst. Fr. Afr. Noire, (A.), **20**: 921-942.
- ER, P. F. and H. MANN, 1951. Recherches allemandes relatives au „Mytilicola” copépode parasite de la moule, existant dans les watten allemandes 1950/51. Rev. Trav. Office Sci. Tech. Pêches Marit., **17**: 63-75.
- RSE, A. S., 1947. Parasitic copepods from Beaufort, North Carolina. J. Elisha Mitchell Sci. Soc., **63**: 1-16.
- SENEER, P., 1928. Copépodes parasites de mollusques. Ann. Soc. Roy. Zool. Belg., **59**: 33-49.
- IER, A., 1902. *Mytilicola intestinalis* n. gen. n. sp. aus dem Darne von *Mytilus galloprovincialis* Lam. Zool. Anz., **25**: 635-637.
- LIAMS, L. W., 1907. List of the Rhode Island Copepoda, Phyllopoda, and Ostracoda, with new species of Copepoda. 37th Ann. Rept. Comm. Inland Fish. Rhode Island, special paper no. 30: 69-79.
- SON, C. B., 1944. Parasitic copepods in the United States National Museum. Proc. U. S. Nat. Mus., **94**: 529-582.
- SON, M. S., 1950. A new genus proposed for *Lichomolgus major* Williams (Copepoda, Cyclopoida). J. Wash. Acad. Sci., **40**: 298-299.

AN HERMAPHRODITE SPECIMEN OF THE SPIDER CRAB *HYAS COARCTATUS* LEACH

BY

R. G. HARTNOLL

Marine Biological Station, Port Erin, Isle of Man.

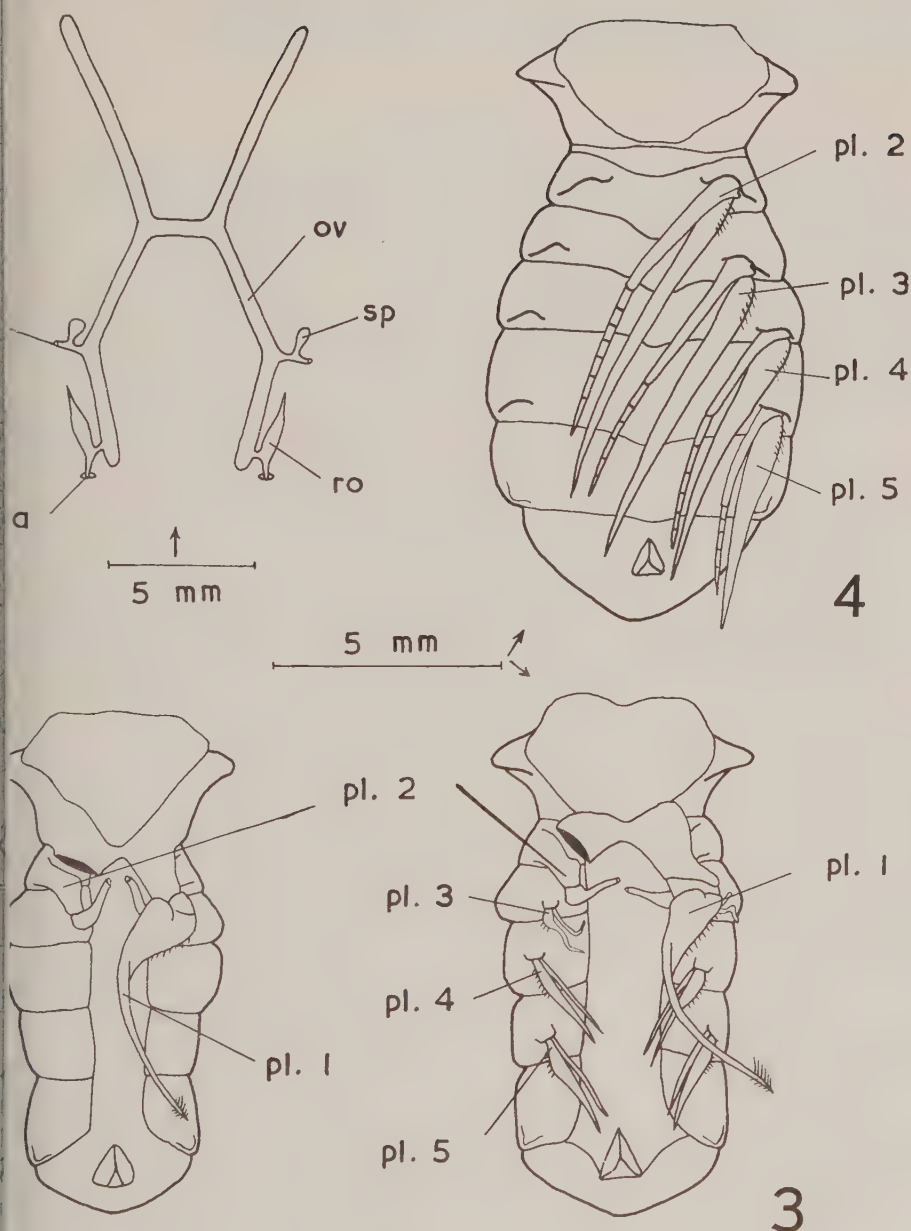
INTRODUCTION

During the year from October 1958 to November 1959 about 2,500 specimens of *Hyas coarctatus* were examined, and one hermaphrodite individual was found. This was dredged 6.5 km (4 miles) south of Spanish Head (Isle of Man) on 15 October 1959 in 53 m (29 fathoms). The bottom in this area consists of typical *Modiolus* epifauna (Jones, 1951). It has a carapace length of 22 mm, and appears to be the only record of a brachyuran with both male and female sexual systems present on both sides of the body.

Previously a number of forms of hermaphroditism have been observed in Decapoda, and these are summarised below. Some species are normally protandrous hermaphrodites—*Calocaris macandreae* Bell (Wollebaek, 1909), *Lysmata seticaudata* Risso (Spitschakoff, 1912) and a number of pandalid prawns (Allen, 1952; Allen, 1959).

The other records are of non-functional hermaphrodites in otherwise dioecious species. The internal organs only may be affected, and such cases are found in *Gebia major* de Haan (Ishikawa, 1885), *Upogebia stellata* Mont. (Runnström, 1925), *Cambarus* spp. (Hay, 1905; Lewis, 1955), *Astacus astacus* L. (la Vallee St. George, 1892), *Homarus vulgaris* Milne-Edw. (Herrmann, 1890; Ridewood, 1909), *Eriocheir sinensis* Milne-Edw. (Kaiser, 1952) and *Potamon dehaani* Whitt (Matsumoto, 1955).

There may, in addition, be external modifications. These consist of extra sexual openings in *Nephrops norvegicus* L. (Marshall, 1902), *Astacus astacus* (Desmarest, 1848; Benham, 1891; Bateson, 1894) and *Parastacus* spp. (Ihering, 1883; Faxon, 1898). Others are further modified. Bilateral hermaphrodites are recorded for *Homarus vulgaris* (Nicholls, 1730; Gordon, 1957) and for *Palinurus frontalis* Milne-Edw. (Burger, 1902). Veillet (1945) describes a similar case in *Carcinus maenas* (L.). On the right are two male pleopods (on abdominal segments 1 and 2), and a male genital aperture, while on the left there is a male pleopod on abdominal segment 1, four female pleopods on abdominal segments 2-5, and a female genital aperture. The gonads on each side contain both male and female portions.



1-4. *Hyas coarctatus* Leach. 1. Gonads of the hermaphrodite specimen (*fa*, female genital opening; *ma*, male genital opening; *ov*, ovary; *ro*, reduced male reproductive organ; *sp*, spermatheca). — 2. Abdomen of immature male, ventral view. — 3. Abdomen of hermaphrodite specimen, ventral view. — 4. Abdomen of immature female, ventral view (in 2-4: *pl. 1-5*, pleopods of abdominal segments 1-5).

Thus there are only five records in the normally dioecious decapods of hermaphrodite individuals with extensive external modification—the last four of which are above, and the specimen of *Hyas coarctatus* to be described.

DESCRIPTION ¹⁾

Gonads (Fig. 1). The ovaries (ov) are of normal size and form for an immature female in October, about 0.6 mm broad throughout and pale in colour. They contain round and polygonal cells up to 0.1 mm diameter with large nuclei, again the normal condition. They are connected to a pair of thoracic genital openings (fa) in the usual way.

The male reproductive organs are much reduced. There are genital openings in the usual position on the coxae of the fifth pereopods, and from these openings narrow strands of pale tissue (ro) extend forwards for 2-3 mm. The ro is connected to the posterior end of the ovary of its own side by a thin bridge of tissue. They are in the position of the posterior part of the vasa deferentia in a normal male and there is no trace of the anterior part or of the testes. They contain no sperms.

Cephalothorax. Both male and female genital apertures are present, and several other characters are intermediate between the forms in the two sexes.

The female apertures are a pair of slits on the sternum of the sixth thoracic segment. In a normal immature female the slits are about 0.3 mm long, and have swollen lips on each side. In this hermaphrodite specimen the slit on the right side is 0.16 mm long, that on the left 0.13 mm long, and there are no swollen lips, the slits being in small depressions.

Passing through foramina in the coxae of the fifth pair of pereopods are the genital papillae, which have the male apertures at their extremities. The papillae are 0.9 mm long, as in a normal immature male.

The ventral concavity of the cephalothorax, into which the abdomen is reflected, is not sharply defined and is about 5 mm wide throughout its length. That of an immature female is rounded in outline, with a maximum width of about 8 mm. In an immature male the concavity is similar in shape to that of the hermaphrodite specimen, but it is better defined, deeper, and only 4 mm wide.

The buttons for locking the abdomen in the flexed position are 4.2 mm apart. The corresponding distance for an immature female is 5.2 mm, for an immature male 3.6 mm. At this carapace length the chelae of the two sexes do not differ enough in length to allow any conclusions to be drawn from those of the specimen.

Abdomen (Fig. 3). The outline is rather similar to that of a normal male (Fig. 2), but is slightly broader, and does not narrow in the same way in segments 4 and 5. Segments 1 to 5 each bear a pair of pleopods. Segments 1 and 2 have pairs of normal male pleopods (pl. 1-2), equal in size to those of an immature

¹⁾ All comparisons of dimensions of the hermaphrodite specimen with normal immature males and females refer to individuals of the same carapace length, 22 mm.

le. Segments 3-5 have three pairs of female pleopods (pl. 3-5) of the immature male, but considerably reduced when compared with those of a normal female (fig. 4), especially those on segment 3.

DISCUSSION

No parasite could be found in the specimen, and so no reason for the hermaphroditism can be suggested. It is evidently a very infrequent condition, in such an obvious form at least. As the only brachyuran with both male and female sexual organs on both sides of the body, it is the most modified hermaphrodite recorded from that group. Especially interesting is the fact that the male pleopods are better developed than the female ones, and on the second abdominal segment displace them, while the female gonads are apparently normal, and the male ones very much reduced.

RÉSUMÉ

L'auteur passe en revue les cas d'hermaphroditisme précédemment observés chez les Décapodes. Il décrit un spécimen d'un crabe Oxyrhynche (*Hyas coarctatus*) qui semble être le seul cas signalé chez un Brachyure présentant à la fois les appareils sexuels mâle et femelle sur les deux côtés du corps. On observe des orifices génitaux mâles et femelles, des ovaires normaux et des gonoductes très réduits. Les pléopodes abdominaux sur les segments 1 et 2 sont de type mâle normal, tandis que, sur les segments 3 à 5, il y a trois paires de pléopodes réduits de type femelle.

REFERENCES

- BRIDGES, J. A., 1959. On the biology of *Pandalus borealis* Krøyer, with reference to a population off the Northumberland coast. *J. Mar. biol. Ass. U.K.*, **38**: 189-220.
- CHAPMAN, T., 1952. Sexual phases in the prawn *Pandalus kessleri* Czerniavski, with special reference to the reversal of sex. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. (Zool.)*, **11**: 1-20.
- COOPER, W., 1894. Materials for the study of variation. 598 pp. (Macmillan, London).
- DE MEYER, W. B., 1891. Note on a couple of abnormalities. *Ann. Mag. nat. Hist.*, (6) **7**: 256-258.
- FRÖHNER, O., 1902. Ein Fall von lateralem Hermaphroditismus bei *Palinurus frontalis* Milne-Edw. *Z. wiss. Zool.*, **71**: 702-707.
- MAREST, A. G., 1848. Note sur une disposition anormale des organes génitaux observée dans l'*Astacus fluviatilis* Fabricius. *Ann. Soc. ent. Fr.*, (2) **6**: 479.
- ROBINSON, W., 1905. Observations of the Astacidae in the United States National Museum and in the Museum of Comparative Zoology, with descriptions of new species. *Proc. U.S. nat. Mus.*, **20**: 643-694.
- ROBINSON, I., 1957. A pseudo-hermaphrodite specimen of the lobster, *Homarus gammarus* (Linnaeus). *Ann. Mag. nat. Hist.*, (12) **10**: 524-528.
- ROBINSON, W. P., 1905. Instances of hermaphroditism in crayfish. *Smithson. misc. Coll.*, **48** (2): 222-228.
- ARMANN, G., 1890. Note sur la structure et le développement des spermatozoïdes chez les décapodes. *Bull. biol.*, **22**: 1-58.
- BRIDGES, H., 1892. *Parastacus*. Congrès International de Zoologie, part 2, Moscow: 41-49.
- KAWA, C., 1885. On the development of a freshwater macrurous crustacean *Atyephira compressa* de Haan. *Quart. J. micr. Sci. (N.S.)*, **25**: 391-428.
- BRIDGES, N. S., 1951. The bottom fauna off the south of the Isle of Man. *J. Anim. Ecol.*, **20**: 132-144.
- BRIDGES, P., 1952. Eine zwitterige Wollhandkrabbe aus der Elbe. *Zool. Anz.*, **149**: 82-86.
- BRIDGES, W. H., 1955. Monoecious tendencies in the crayfish, *Cambarus longulus longulus* Girard. *Virginia J. Sci. (N.S.)*, **6**: 146-148.

- MARSHALL, F. H. A., 1902. On variation in the number and arrangement of the male genital apertures in the Norway lobster (*Nephrops norvegicus*). *Proc. zool. Soc. Lond.*, **1902**: 2-12.
- MATSUMOTO, K., 1955. On the male crab, *Potamon*, having the ovotestis. *Biol. J. Okayama Univ.* **2**: 75-84.
- NICHOLLS, F., 1730. An account of the hermaphrodite lobster. *Phil. Trans. roy. Soc. London* (413): 290-294.
- RIDEWOOD, W. G., 1909. A case of abnormal oviducts in *Homarus vulgaris*. *Ann. Mag. nat. Hist.* (8) **3**: 1-7.
- RUNNSTRÖM, S., 1925. Beitrag zur Kenntniss einiger hermaphroditischer Decapoden. *Bergens Tidsskr., (N.F.)* **3** (2): 1-115.
- SPITSCHAKOFF, T., 1912. *Lysmata seticaudata* Risso, als Beispiel eines echten Hermaphroditismus bei den Decapoden. *Zs. wiss. Zool.*, **100**: 190-209.
- LA VALETTE ST. GEORGE, 1892. Über innere Zwitterbildung beim Flusskrebs. *Arch. mikr. Anat.* **39**: 504.
- VEILLET, A., 1945. Recherches sur le parasitisme des crabes et des galathées par les rhizocéphales et les épicarides. *Ann. Inst. océanogr. Monaco*, **22**: 193-341.
- WOLLEBAEK, A., 1909. Effektiv hermaphroditisme hos en decapod crustace, *Calocaris macandata*. *Bell. Nyt Mag. Naturv.*, **47**: 250-269.

LARVAL STAGES OF *PASIPHAEA SIVADO* AND SOME OTHER PASIPHAEIDAE (DECAPODA)

BY

D. I. WILLIAMSON

Marine Biological Station, Port Erin, Isle of Man.

This paper is based largely on material of *Pasiphaea sivado* collected in the Irish Sea by R. V. William Herdman, but descriptions are also included of larvae attributed to *Pasiphaea principalis* taken in north Biscay by R. V. Sarsia and of a larva of *Parapasiphaë sulcatifrons* taken between Scotland and Iceland by W. Scotia. I am indebted to Dr. F. S. Russell for the opportunity to collect the material and to Dr. J. H. Fraser for sending me that from off north-west Ireland.

For the synonymy of the species of *Pasiphaea*, the reader is referred to Sund (1933).

Pasiphaea sivado (Risso)

The larvae of this species have not previously been described. Adults can frequently be taken in the Irish Sea in 100 m or more of water, either in plankton or towed within a few metres of the bottom or in otter trawls. Females with eggs have been taken in the Irish Sea at various periods from late June to December, chiefly in July and November, and the majority of those seen in early summer have also had very well developed ovaries, suggesting that a second brood could be extruded soon after the hatching of the first. Attempts to keep ovigerous females alive in the laboratory at Port Erin have generally been unsuccessful but two larvae were hatched from a moribund parent in July 1957, and about six were hatched in November and December 1959 from eggs taken from dead females. These eggs were kept for up to 3 weeks in a funnel of 20 cm diameter, with sea-water entering through the narrow neck below and overflowing through a filter of bolting-silk at the rim. The eggs were in constant motion, being carried inwards and outwards by the inflowing water, then sinking and rolling down the sides of the funnel to resume the cycle. No larvae hatched from these detached eggs without assistance; in some cases moderate pressure with the side of a needle was sufficient to rupture the egg membranes, in other cases the membranes had to be punctured and dissected off. Some larvae emerged in the prezoal stage, but in all cases which gave rise to healthy stage I zoeae the prezoal cuticle was discarded with the egg membranes.

All the larvae died within 3 days of emergence, many of them in the act moulting. One had almost completed the moult to stage II.

Three larvae in the penultimate zoeal stage, one in the last stage and about 1 megalopae (post-larvae) have been taken in the Irish Sea, all in tow-nettings from very near the bottom, in depths of about 100 m.

Egg and embryo:

The eggs are colourless. Immature eggs, from females taken in the Irish Sea in April, have averaged about 1.5×1.1 mm, with an oil globule of diameter 0.45 mm. The oil globule is a prominent feature throughout embryonic and larval life, and comes to lie in the middle of the thorax. There appears to be little increase in egg size until within a few days of hatching, when the egg swells and its volume is almost doubled. Its final dimensions are about 2.0×1.5 mm.

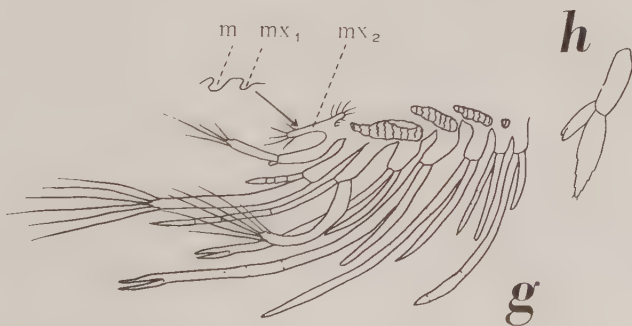
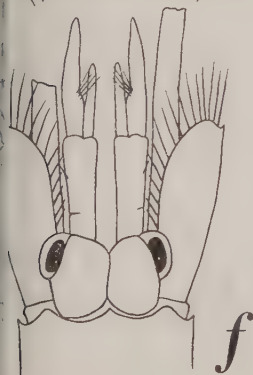
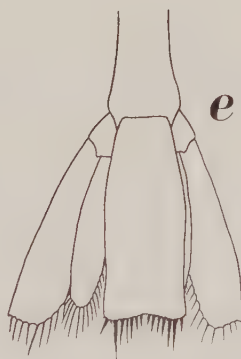
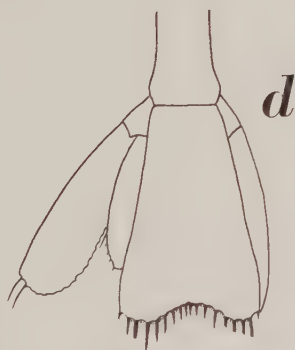
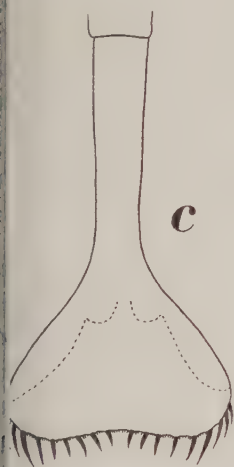
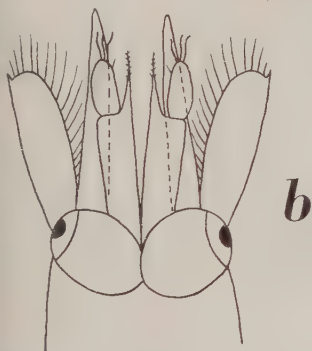
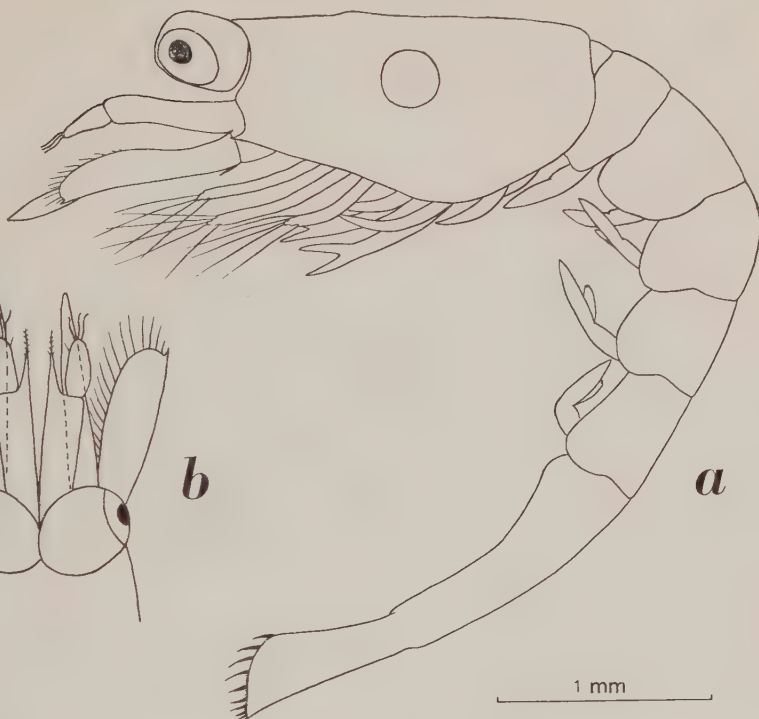
About 10 days before hatching, the embryonic telson has a distinct median indentation with 7 short blunt processes on either side. Each process encloses one of the 7 outermost telson processes of the stage I zoea, and that part of the embryonic cuticle covering the inner 3 pairs of telson processes of the stage I zoea is quite smooth. In later embryos the posterior margin of the telson is almost straight and the embryonic telson processes smaller and less distinct. In full mature embryos the exopod of the maxilla beats almost continuously, and, in addition, the embryo shows periodical bursts of activity in which it kicks with the abdomen. In normal hatching this kicking probably brings about the final rupture of the egg membranes, already well stretched by osmosis, but, as noted above, no larvae hatched by this method from the detached eggs under observation.

Zoeal stage I (Fig. 1 a-c):

The length, from the tip of the rostrum to the posterior margin of the telson, is about 5.7 mm. The oil globule in the thorax is now about 0.3 mm in diameter and is surrounded by a large amount of yolk. The rostrum is pointed and very short and does not extend beyond the pterygostomian spines (at the anterior end of the ventral carapace margins). The carapace bears no other armature and the abdominal somites are unarmed. The postero-lateral margins of the telson are rounded and the posterior margin is very slightly concave. There are 9 or rather short marginal spines on either side of the telson, frequently 9 on one side and 10 on the other. The lengths of the spines increase gradually from the outermost to the 4th, then decrease to the centre. That part of the telson margin

Fig. 1. *Pasiphaea sivado* (Risso).

a-c, zoeal stage I: a, lateral view (the oil globule is shown in the thorax); b, head; c, telson. d, penultimate zoeal stage, telson and uropods. e-h, last zoeal stage: e, telson and uropods; f, head; g, mouth-parts, maxillipeds and gills (buds of mandible, *m*, and maxillule, *mx1*, shown displaced from normal position behind maxilla, *mx2*); h, 5th pleopod.



between the 4th spines bears many small denticles in addition to the spines, there are no denticles outside the 4th spines.

It is usual in a stage I caridean zoea for the eye-stalks to be fused together immovably, but in the present species they are free and capable of slight movement. The cornea faces laterally, and in fresh specimens shows only a small amount of black pigment. The antennular peduncle is about twice as long as the eye-stalk and bears the usual two rami. There is a ventral spine on the antennal peduncle at the base of the endopod, and the endopod reaches beyond both the antennular and the antennal scale. The scale, which is not segmented, is about 3 times as long as broad. Its outer margin is slightly convex and ends in a short spine, and there are 15 or 16 setae on the inner and terminal margins.

The mandible and maxillule are represented by minute functionless processes, and the maxilla is entirely without inner lobes and palp. The exopod of the maxilla is, however, well developed and setose, and is active in maintaining respiratory currents. The larva probably feeds entirely on its yolk, but specimens have been observed to ingest water through the mouth and peristaltic movements of the intestine have also been seen.

The 3 pairs of maxillipeds bear well developed natatory exopods terminating in 4, 5, 5 setae respectively, but their endopods are very small, unsegmented and functionless. Unsegmented rudiments of all the legs are present and the anterior two pairs show developing chelae. All the legs have functionless exopods, without setae. Gills (pleurobranchs) are already present at the bases of legs 1-4. The first 3 pairs are conspicuous, the last pair very small. There are large unsegmented biramous pleopod buds on each of abdominal somites 1-5. The uropods are free, but can be seen inside the telson.

The larvae are either colourless or with a little faint red pigment on the developing uropods.

Zoeal stage II:

Little change takes place at this moult except that the eyes become freely movable and the pleopods become segmented.

Zoeal stage III (?) (Fig. 1d):

The three larvae obtained in this stage are each about 6 mm long. The telson articulates with the 6th somite, and is rather less than twice as long as broad. Each specimen has 9 + 9 telson spines and there are denticles between all the two outermost on each side. The antennal endopod is about 1.5 times as long as the scale, and the leg buds are larger than in stages I and II. The uropods are free and segmented; both rami are setose and the length of the inner is about that of the outer.

This stage probably represents stage III, although the degree of development of the uropods corresponds to that of a typical caridean zoea in stage IV. Segments

pod can, however, be seen through the cuticle of the specimen in stage II, and this species has already been seen to show precocious development of the eyes, gills and pleopods.

Real stage IV (?) (Fig. 1 e-h):

The only representative obtained of this stage is 6.4 mm long. The telson is parallel sided for most of its length and is nearly 3 times as long as broad. It bears 7 + 7 marginal spines; the two outermost pairs of the previous stage have disappeared, and the number of denticles between the spines is reduced.

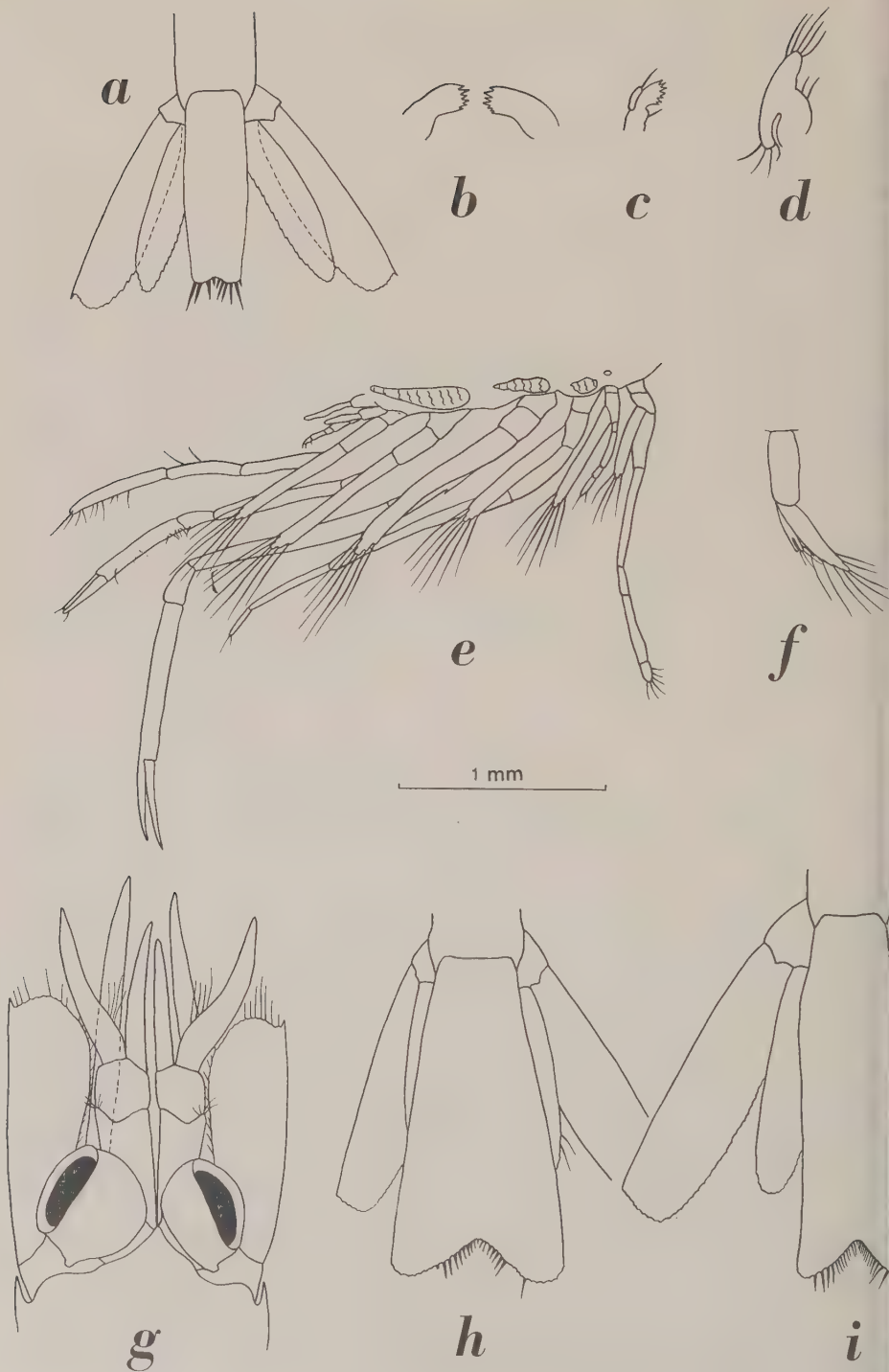
The peduncle of the antennule is partly segmented. Both the left and right antennal endopods are broken, but, when intact, they probably exceeded twice the length of the scale; one segment is differentiated at the base of each. The mouth-parts remain practically as they were in stage I, and the endopod of the 1st maxilliped is still very short. The endopods of the other thoracic appendages are all considerably longer than they were in the early stages and they are partly segmented. The 5th leg is much longer than the 4th. The exopods of the maxillipeds now bear 4, 6, 6 setae respectively, but those of the legs are still without setae. The setae are slightly larger than in stage I, but still only 4 pairs are represented. A few very short setae protrude at the tips of the exopods of most of the pleopods, and the endopod of each uropod is about $\frac{5}{6}$ the length of the exopod.

Galopa or post-larva (Fig. 2 a-f):

This stage is about 7.5 mm long. The telson tapers posteriorly, and the number of marginal spines is reduced, often asymmetrically, to 4-6 on each side. The antennal flagellum (endopod) is longer than the carapace and segmented. The mouth-parts are functional; the mandible has no palp and that of the maxillule consists of a single segment. The maxilla still lacks both a palp and endites. The 1st maxilliped bears a single ramus, probably the endopod, which is unsegmented and without setae. The endopods of the 2nd and 3rd maxillipeds and of all the legs are segmented. The exopod of the 2nd maxilliped is reduced and without setae, those of the 3rd maxilliped and of legs 1-4 each bear 6 setae, while that of the last leg bears 4 setae. There are still only the original 4 pairs of pleurobranchs; Comp (1910, p. 37) comments on the late development and rudimentary character of the 5th pleurobranch in this species. The pleopods are now fully setose, and both branches of the uropods extend beyond the telson.

Remarks:

The larvae of *P. sivado* are smaller than those of *P. tarda* and *P. principalis* (see below), and they are also distinguishable by the number of telson spines, which never exceeds 10 + 10.



***Pasiphaea tarda* Krøyer**

c, 1911, pp. 1-17, figs. 1-15, Pl. I, figs. 1, 2 (zoal stages I and last, megalopa).
 Jamson, 1915, pp. 356, 357, figs. 27-34 (zoal stage I only, after Björck).
 Stephensen, 1916, pp. 270, 271, fig. 18 (zoal stages I and III?).

Prior to the publication of Sund's (1913) paper on the species of *Pasiphaea* adults, few authors distinguished between the species *P. tarda* Krøyer, *P. multidentata* Esmark and *P. principalis* Sund, and the name *P. tarda* was generally used to include any of these species. In attempting to resolve this confusion, Sund (1913, p. 11) attributed the larvae described by Björck (1911) to *P. multidentata*, but from the sizes of the adults mentioned by Björck the original identification as *P. tarda* seems likely to be correct. Björck refers to large specimens of 151 mm, and the smallest ovigerous female seen was 78 mm long. These sizes would correspond to carapace lengths of about 45-55 mm and 28 mm respectively, which, according to Sund's own figures, would place the large specimens well outside the size-range of *P. multidentata*, while the smallest ovigerous female would correspond to a large female of *P. multidentata*. *P. principalis* may be omitted from the present consideration as not having been recorded from the Berrak.

The larvae described by Stephensen (1916) came from a region where the adult *Pasiphaea* found were *P. tarda*, and the youngest larva obtained was similar to Björck's stage I zoea. The other two specimens taken by Stephensen were probably in stage III (cf. *P. sivado*, above), and all their characters are intermediate between those of the first and last zoal stages described by Björck (1911).

The characters of the larval stages of *P. tarda* seem to agree very closely with those of *P. sivado*, but the number of telson spines is greater in *P. tarda*, ranging from 18 + 18 in stage I to 14 + 14 or 13 + 13 in the last zoal stage, and the legs are much larger, increasing from 9 mm in stage I and 11 or 12 mm in the last zoal stage.

***Pasiphaea principalis* Sund(?)**

Three larvae of a species of *Pasiphaea* were taken in a vertical haul from 100-200 m, in position 47° N 6° W, on 14 May 1958, by R. V. Sarsia. The larvae are indistinguishable from those of both *P. sivado* and *P. tarda*. The other species of *Pasiphaea* recorded from the eastern North Atlantic are *P. principalis* and *P. multidentata*, and no larvae have been described for either species. Both the locality of capture and the size of the present larvae favour their inclusion in *P. principalis*, for they occurred further south than any record of *P. multidentata* on the

Fig. 2. a-f, *Pasiphaea sivado* (Risso), megalopa.

a, head and uropods; b, mandibles; c, maxillule; d, maxilla; e, maxillipeds, legs and gills; f, 5th pleopod.

g-i, *Pasiphaea principalis* Sund (?).

g, penultimate zoal stage: g, head; h, telson and uropods. i, last zoal stage, telson and left uropod.

European coast and they are almost as big as larvae of *P. tarda*. Adults of *P.* and *P. principalis* are of similar size (Sund, 1913), while those of *P. multidentata* are considerably smaller and similar in size to *P. sivado*. It seems reasonable, therefore, to ascribe the larvae in question to *P. principalis*, and to postulate small larvae for *P. multidentata*.

Each of the larvae had red pigment on the mouth region, faint red in the telson and on the ventral side of each abdominal somite, and deeper red on the telson and on the exopod of each uropod.

If the numbering of the stages of *P. sivado* (above) be accepted, then two of the specimens of the present species are in stage III and the other in stage IV. The stage III specimens are each about 9.5 mm long and have probably 18 + 18 telson spines, although many of these are broken (Fig. 2h); the stage IV is 10.1 mm long, and has probably had 17 + 18 telson spines (Fig. 2i). The telson not only bears more spines but also is broader than that of *P. tarda* in the corresponding stage, and all three specimens have a small knob on the side of each eye-stalk (Fig. 2g). The 4th pleurobranch is rather larger than in *P. sivado*, but the 5th is not present in either larval stage.

Parapasiphaë sulcatifrons S. I. Smith

Kemp, 1910, pp. 49-54, Pl. V, figs. 4-20 (*not* fig. 3) (zoéal stages and megalopa).

Williamson, 1915, pp. 354, 355, figs. 25, 26 (*not* fig. 24) (zoéal stages, after Kemp, as *P. sulcatifrons*).

Stephensen, 1935, pp. 65-67, figs. 23-25 (zoéal stages and megalopa).

Gurney, 1942, p. 204, no figs. (after Kemp and Stephensen).

The eggs of this species are given as 3.7×3 mm by Kemp (1910) and as 5×4 mm by Smith (1884). These figures may be taken to apply to immature and fully mature eggs respectively, and in each case they are about 2.5 times the corresponding measurement for *Pasiphaea sivado*. It might be expected that the stage I zoea would also be about 2.5 times as long as that of *P. sivado*, i.e. 14 mm, but the smallest larva attributed to *Parapasiphaë sulcatifrons* by Kemp (1910) was only 8.5 mm long. Other stages attributed to this species by Kemp (1910) and Stephensen (1935) range from 13.5 to 15 mm without free uropods (a condition restricted to stages I and II in all known Caridea) and up to 17 mm in what appears to be the last zoéal stage. Acceptance of Kemp's smallest larva therefore implies a very large increase in length at the first moult but only a small increase, comparable to those shown by *Pasiphaea*, at subsequent moults. The telson of Kemp's smallest larva is much narrower than in the other early stages and has 6 + 6 fairly long spines or setae as compared with 10 + 9 very long processes in the larva ascribed by Stephensen to stage III. Acceptance of Kemp's small larva as stage I led Stephensen (1935) to postulate the first appearance of free uropods in stage IV, which would be unique in the Decapoda. Gurney (1942, p. 204) attempted to explain away the extra zoéal stage by equating Kemp's stage II and Stephensen's stage III, in spite of the greater development of both legs and pleopods in the latter, but it seems more satisfactory to reject Kemp's small

as being wrongly identified. If this is done, the described larvae correspond to our zoeal stages and the megalopa.

al stage I; Kemp, 1910, Pl. V, figs 4-8:

Kemp's material contained two specimens in this stage, of 13.5 and 14 mm. The rostrum is longer than in *Pasiphaea*, reaching beyond the middle of the antennular peduncle, and there appears to be no pterygostomian spine. The broad rounded telson is drawn by Kemp with a smooth margin, but he states that "in perfect specimens it is doubtless provided with spines at the extremity". The eyes are very small and without corneal facets or pigment. The mouth-parts are not functional but are better developed than in *Pasiphaea*; the maxillule has rudimentary endites and the maxilla has a small palp. No setae are drawn on any of the thoracic exopods by Kemp, but those of the maxillipeds are larger than those of the legs and are probably functional. The endopods of the legs and the uropods are less well developed than in *Pasiphaea*; the first two legs are not yet mature and the pleopod buds are uniramous and very small. Five pairs of pleurobranchs are already present.

al stage II; Stephensen, 1935, fig. 23 (as stage III):

Stephensen's single specimen was about 15 mm long. The telson is not quite as broad as in the previous stage, but its breadth is still slightly greater than its length (to bases of developing uropods). It has 10 + 9 very short marginal processes. There are natatory exopods on the maxillipeds; legs 1 and 2 have depeding chelae and the pleopod buds are bilobed.

al stage III; Kemp, 1910, Pl. V, fig. 9; Stephensen, 1935, fig. 23 (as stage III):

Kemp's specimen was "a little over 15 mm" and Stephensen's two specimens were about 15 mm in length". The telson is almost twice as long as broad and ends in 10 + 9 short processes. The uropods are free and segmented but their endopods are not setose. The antennular peduncle, the thoracic endopods and the pleopods are all at least partly segmented. According to Stephensen, natatory exopods are probably still restricted to the maxillipeds, but Gurney (1942) mentions a specimen received from Stephensen in which the exopod of leg 1 is also setose.

al stage IV; Kemp, 1910, Pl. V, figs. 10-17; Stephensen, 1935, fig. 24 (as stage IV):

Kemp's four specimens were each about 15 mm long, Stephensen's one specimen was about 16 mm long, and I have examined a further specimen, 15.5 mm long, from 61° N 14° W, taken by R. V. Scotia on 21 September 1950. The cephalocephalon bears a small dorsal carina and there are short pterygostomian spines.

The telson is roughly parallel sided, about 3.5 times as long as broad, and in 4 or 5 pairs of short processes. The outer ramus of the antennule and the endopod of the antenna both reach to about the same point, a little beyond the tip of the antennal scale. The inner ramus of the antennule does not reach quite to the tip of the scale. The mandibles and maxillules are now fairly large buds but still lack teeth or setae; the palp on the maxilla bears two setae. The exopods of all three pairs of maxillipeds continue to bear natatory setae, and Stephensen states that the exopods of legs 1-5 are also setose. In my specimen, however, none of the exopods of the legs bears setae. Kemp does not state which exopods were setose in his specimens, and no setae are shown in the relevant figure. The pleopods of Stephensen's specimen had "probably no natatory setae"; those of my specimen are without setae, but setae of the following stage can be seen through the cuticle. Both rami of each uropod are fully setose; the endopod does not reach quite to the end of the telson, and the endopod is about $\frac{3}{4}$ the length of the exopod.

Megalopa or *post-larva*; Kemp, 1910, Pl. V, figs. 18, 19; Stephensen, 1935, figs. 23, 24 (as stage VI):

Kemp records a specimen of 16.5 mm, Stephensen two specimens of 16 mm long. The eyes now extend beyond the rostrum but remain unpigmented. The mouth-parts, the exopods on the legs and the pleopods are all functional. The exopods of the 1st and 2nd maxillipeds are reduced and the 1st maxilliped bears a small bilobed epipod.

Remarks:

The larvae of *Parapasiphaë sulcatifrons* are separable from the known larvae of *Pasiphaea* by their smaller and unpigmented eyes, longer rostrum and, in the zoeal stages and the megalopa, by the presence of a dorsal carina on the carapace. Compared with *Pasiphaea*, the legs and the pleopods are rather less advanced in stage I, but the mouth-parts show greater development in the zoeal stages and the posterior pleurobranchs develop earlier. It seems possible that the exopods of the legs develop setae at an earlier stage in West Greenland waters (Stephensen's specimens) than in waters to the west of the British Isles, but many more specimens would have to be examined to establish this point.

DISCUSSION

Apart from the above species of *Pasiphaea* and *Parapasiphaë*, the only known pasiphaeid larvae are of four species of *Leptochela* (Gurney, 1942, p. 2). While the larval development of *Pasiphaea* and *Parapasiphaë* is seen to be similar, that of *Leptochela* shows a number of differences: there are five zoeal stages; the telson is narrow and does not develop more than 8 + 8 processes; the carapace has denticles on the ventral margin and there is at least one pair of lateral abdominal spines; one segment is differentiated at the tip of the anten-

le in stage I; the mouth-parts are functional from stage I; although the exopod of leg 1 develops setae in the last zoeal stage and that of leg 2 in the megalopa, those of legs 4 and 5 do not appear for several more moults, and do not become functional until the animal is almost mature; pleopod 1 does not appear until the 1st post-larval stage. "The family (Pasiphaeidae) is generally regarded as primitive, owing to the presence of exopods on all the legs" in the adult (Gurney, 1942, p. 203), but none of the larval characters of *Leptochela* can be regarded as particularly primitive, and the almost complete suppression of larval characters in the development of *Pasiphaea* and *Parapasiphaë* must be regarded as a more advanced condition. The large number of telson processes in *Pasiphaea* and *Parapasiphaë* is a feature shown by many unrelated species in which development is abbreviated (Gurney, 1942, p. 123).

The majority of the Caridea develop functional exopods on some of the legs during the zoeal stages only to lose them by the 1st juvenile stage, and when functional exopods do occur in the adult it is tempting to regard them as a larval character which has been retained. Such an explanation, however, does not seem applicable to the Pasiphaeidae, for in *Pasiphaea* none of the legs develop functional exopods until the megalopa stage, and in *Leptochela* the development of the anterior exopods is retarded considerably further. In this family, at least, it seems more correct to regard exopods on the legs as an adult character which may appear, even in rudimentary form, in the larval stages. In the ancestral decapod there was probably no metamorphosis during development, and, while exopods were probably developed on all the legs, the question as to whether they were functional in the larval stages does not arise.

ZUSAMMENFASSUNG

Entwicklungsstadien von *Pasiphaea sivado* Risso und andere, *P. principalis* Sund zugeschriebene, werden erstmals beschrieben. Es wird Stellung genommen zu den vorhandenen Berichten über die Larven von *P. tarda* Krøyer und *Parapasiphaë sulcatifrons* S. I. Smith. Die Entwicklung bei diesen vier Arten ist stark verkürzt und weicht in mehreren Punkten von der Entwicklung bei *Leptochela* ab, dem einzigen anderen pasiphaeiden Genus mit bekannten Larven.

REFERENCES

- BRACK, W., 1911. Bidrag till kännedom om Decapodernas larvutveckling. I. Pasiphaea. Ark. Zool., **7**, (15): 1-17.
- DEMPSEY, S. (W.), 1910. The Decapoda Natantia of the coasts of Ireland. Sci. Invest. Fish. Br. Ire., **1908**, (1): 1-190.
- SMITH, S. I., 1884. Report on the decapod Crustacea of the Albatross dredgings off the east coast of the United States in 1883. Rep. U.S. Comm. Fish., **10**: 345-426.
- PHILIPSEN, K., 1916. Zoogeographical investigations of certain fjords in southern Greenland with special reference to the Crustacea, Pycnogonida and Echinodermata. Medd. Grønland, **53**: 229-378.
- , 1935. The Godthaab Expedition 1928. Crustacea Decapoda. Medd. Grønland, **80**, (1): 1-94.
- ROSEN, O., 1913. The glass shrimps (Pasiphaea) in northern waters. Bergens Mus. Aarb., **1912**, (6): 1-18.
- WILLIAMSON, H. C., 1915. Nordisches Plankton, Lief. 18, Bd. 3, Sect. 6, Decapoden, I. Teil (Larven): 315-588.

Received for publication: March 30, 1960.

OBSERVATIONS ON *CLAVELLA* (COPEPODA) PARASITIC ON SOME BRITISH GADOIDS

BY

Z. KABATA

Marine Laboratory, Aberdeen.

INTRODUCTION

Like many of its lernaeopodid relatives, *Clavella* has caused much discussion and disagreement among students of parasitic copepods. Conflicting opinions centered particularly round *C. adunca* (Ström, 1762) [= *C. uncinata* (O. Müller)]. Leigh-Sharpe (1925, 1933) divided this species into six, two of which he described from cod, *Gadus callarias* L. (*C. sciatherica* and *C. iadda*) and each from whiting, *Gadus merlangus* L. (*C. devastatrix*), pollack, *Gadus polycanthus* L. (*C. invicta*), *G. luscus* L. (*C. typica*) and *Merluccius merluccius* L. (*C. deliciosa*). His attitude to *C. adunca* was not supported by later authors. Gunn (1934) considered *C. devastatrix* and *C. invicta* synonymous with *C. adunca*. Poulsen (1939) found only ecotypic differences between *C. sciatherica* and *C. iadda* and referred them back to *C. adunca*. Later, Heegaard (1947) agreed with their views. In view of these opinions the position of *C. dubia* T. and A. Sars, 1912, from the haddock, *Gadus aeglefinus* L., as indeed those of other species from the gadoid hosts, became uncertain.

The most recent view on *C. adunca* was expressed by Nunes-Ruivo (1957), who, agreeing with Poulsen as to the specific unity of the different types of *Clavella* found on cod, suggested the recognition of differences between them by the adoption of trinomial nomenclature in which Leigh-Sharpe's names would be used to designate ecotypes of *C. adunca*. She upheld, however, *C. dubia* as a separate species and pointed out that so far no thorough study has been made of the morphology of the adult females of Leigh-Sharpe's *C. invicta* and *C. devastatrix*. Without such study some doubts must be entertained as to the specific identity of these parasites.

Very little is known also about the host-parasite relations between *Clavella* and its gadoid hosts. Apart from their intrinsic interest, these relations are worth studying as a possible aid to taxonomy; it is quite possible that they might provide supporting evidence in specific diagnosis. For example, one of the features distinguishing *C. dubia* from various types of *C. adunca* was the response of host tissues which formed large tumours round the bulla of the former but not in the latter species. (Nunes-Ruivo, 1957).

is the aim of this paper (1) to check the validity of *C. dubia*, (2) to make morphological comparison between *C. devastatrix* on the one hand and *C. dubia* *C. adunca* f. *sciatherica* on the other, in order to determine the validity of *evastatrix* and (3) to examine the distribution on their hosts of all these types of *Clavella*. For the purpose of the last of these three objectives 75 cod, 216 haddock and 609 whiting were examined for *Clavella*, mainly in the buccal and branchial cavities. Forms of *Clavella* associated with the body surface of their hosts were found only in few cases and were not studied in detail.

MORPHOLOGY

Adult *Clavella* from the gills of whiting.

Body proportions of the body. Fifty adult females, from the gills of whiting, at approximately the same stage of maturity and most of them with eggstrings of variable sizes, were measured. The average length of the trunk was 1.5 mm, ranging from 1.26 to 1.89 mm. The mean width of the trunk was 1.7 mm, ranging from 1.26 to 2.18 mm. The body proportions of this parasite, compared with those of *C. adunca* f. *sciatherica* and *C. dubia*, as given by Nunes-Ruivo (1947), are shown in Table I. A specimen of *Clavella* of about average proportions for

TABLE I

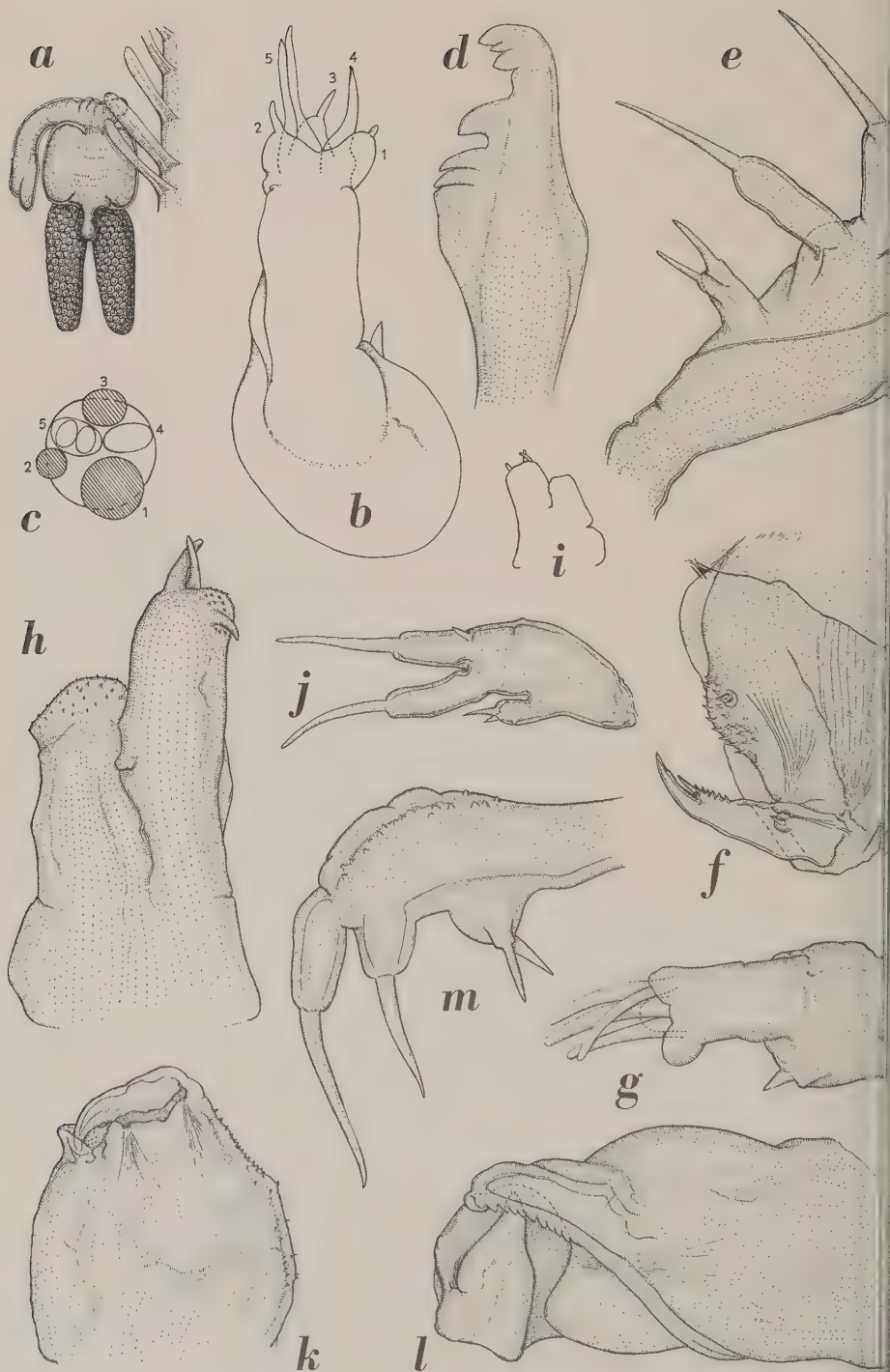
Comparison of the body proportions of *Clavella* from the gills of whiting with those from *C. dubia* and *C. adunca* f. *sciatherica*.

	Length of trunk		Length of trunk	
	Width of trunk		Length of genital process	
	Mean	Range	Mean	Range
<i>Clavella</i> from the gills of whiting	0.9	0.7-1.2	2.8	1.9-3.6
<i>Clavella dubia</i>	0.8	0.7-0.9	2.6	2.5-2.8
<i>Clavella adunca</i> f. <i>sciatherica</i>	1.3	1.1-1.8	5.0	4.5-5.8

The parasite from the gills of whiting is shown in Fig. 1a. Its trunk is rather wider than long, slightly wider at the posterior end, with relatively very long genital process. In all these features it resembles *C. dubia* rather than *C. adunca* f. *sciatherica*.

Antennae and mouth-parts. In spite of several attempts the finer details of the structure of the antennae and mouth-parts have been so far neglected. This applies particularly to the terminal armament of the first antennae and, in the case of the whiting, also to other appendages.

The first antennae (Fig. 1b-c). It must be remembered that, as all the other appendages, the first antennae are mobile and their appearance can vary to some extent depending on the position in which they were fixed. Their tips are blunt and bear several spines and tubercles. The most prominent of them (Fig. 1c, 1)



large tubercle surmounted by a short and stout, rather blunt spine, well separated from its base. There are two more tubercles, one ventro-lateral in position (Fig. 1c, 2) with a longer and sometimes curving spine and one dorsal (Fig. 1c, 3) rather more elongate and slender, gradually tapering into a long spine. Intermediate in positions are two spines, somewhat longer than the combined length of the dorsal tubercle and its spine (Fig. 1c, 4, 5). The median spine is particularly strong and curves somewhat in dorsal direction. The lateral spine is divided close to its base into two, one of the components being longer and more slender than the other. The tubercle (3) is often found in dorsiflexion, as shown in Fig. 2a. Spines (4) and (5) are frequently crossed, the lateral double spine being always dorsal to the median spine. It appears that not only the apical armament is capable of some movement relative to its base but the antenna itself executes some movements around its longitudinal axis. The usual attitude and position of the tip, as well as of the limb itself, suggest sweeping movements towards the mouth-cone, perhaps intended to assist the functioning of its setatus fringe.

The second antennae. These appendages have been well described for *C. adunca* f. *sciatherica* by Nunes-Ruivo (1957) and no essential differences were found between their structures and those of *Clavella* from the gills of whiting.

Mandibles (Fig. 1d). The mandibles of *Clavella* have not been accurately described so far, the best existing description being that of Nunes-Ruivo (1957).

Fig. 1d gives enough details for a lengthy description to be unnecessary. Attention must be drawn, however, to the arrangement of their teeth into three series. The terminal series consists usually of three teeth, the central of which is sometimes replaced to one side or absent altogether. The gap between this series of teeth and the large central blunt tooth might contain a small swelling (as in Fig. 1d) or a small sharp tooth; the same applies to the small gap below the central tooth. The third series consists invariably of two long and rather slender, curved teeth with a wide blade, with slightly variable shape, sometimes showing a shallow notch just below the last tooth.

Maxillae (Fig. 1e). The main part of the maxilla is a club-shaped peduncle, much wider and deeper at the apex than at the base. The apex is rounded and consists of two joints, endo- and exopod (Heegaard, 1947), both armed with long and rather slender spines which flex easily, when handled. At the base of the exopod, on its lateral side, is a short but strong spine, pointing upwards and

Fig. 1. a, General appearance of female *Clavella* from the gills of whiting, showing average proportions of the body; b, general appearance of the first antenna of female *Clavella* of whiting; c, same, arrangement of the apical armament (diagram); d, mandible of female *Clavella* from whiting (lateral view); e, maxilla of female *Clavella* from whiting (lateral view); f, second maxilliped of female *Clavella* from whiting (ventral view); g, first antenna of male *Clavella adunca* f. *sciatherica* (lateral view); h, second antenna of male *Clavella adunca* f. *sciatherica* (general view from ventro-lateral aspect); i, same, diagram of lateral aspect; j, maxilla of male *Clavella adunca* f. *sciatherica* (lateral view); k, first maxilliped of male *Clavella adunca* f. *sciatherica* (median view); l, second maxilliped of male *Clavella adunca* f. *sciatherica* (median view); m, maxilla of female *Clavella dubia*.

outwards and appearing foreshortened in Fig. 1e. A short palp with a primary and a secondary spine is also present.

First maxillipeds have been adequately described for *C. adunca* f. *sciatherica* from which they differ only in the arrangement of the internal channels of the bulla. The latter are arranged as described by Leigh-Sharpe (1925).

Second maxillipeds (Fig. 1f). These largest and most conspicuous limbs of *Clavella* are adequately illustrated in Fig. 1f. By way of comment it should be added that the spine shown at the edge of the area of the proximal joint covered with small denticles is much longer than the figure suggests. Attention should also be drawn to the serrated margin of the claw, just adjacent to the secondary spine of the latter.

Clavella adunca f. *sciatherica* (adult male).

The general shape of the body of the male *Clavella* has been found to have diagnostic importance. To the author's knowledge, no detailed study of its most important parts has been made. Since published drawings bear a rather sketchy character they were examined in this work with particular care.

The first antenna (Fig. 1g). As in the female the base of the limb is inflated and the distal part more slender. A short and strong spine is also present on the dorso-median aspect of the inflated part of the limb. The antenna ends bluntly and is armed in similar fashion to that of the female. Two large tubercles are situated on the ventral and one on the dorsal aspect of the tip, but they are not armed with spines. Between the dorsal and the ventral tubercles are three smaller spines, slightly curving and with rounded tips. The central one is usually, but not invariably, the longest and the lateral splits into two parts near its base.

The second antenna (Fig. 1h-i), consists of a short and wide basal joint with two partly fused terminal joints, longer endo- and shorter exopodite. The exopodite is surmounted by three spines, two of which are situated close together near the dorsal side of that joint. They are often found crossed, as in Fig. 1h. Near the ventral side of the exopodite is the third spine of about the same length, usually pointing in the median direction, sometimes flexed so as to become almost horizontal. The median aspect of the exopodite tip is studded with fine teeth, as also the entire tip of the endopodite.

Maxilla (Fig. 1j). The structural details of this appendage are very difficult to observe, as it is obscured from view by the mouth-cone and the second antenna. It is also rather fragile and often breaks when attempts are made to remove it. It can be regarded as a simpler version of the same appendage of the female. The peduncle is relatively shorter and bears endo- and exopod with their long slender spines. At the base of the lateral aspect of the endopod is a short spine pointing away from the maxilla, but more often running close to the wall of the endopod and very difficult to observe. The palp bears two spines, one shorter than the other, lying in close apposition. The shorter of them is again difficult to see while the longer often breaks away on handling.

first maxilliped (Fig. 1k). In contrast to the female, in which this limb is modified into the shapeless anchoring device fused with the bulla, in the male it retains its original structure and position. It is subchelate and has a powerful proximal joint. When closed, the tip of the claw enters a small cavity formed by the cuticular flange with the margin and the internal wall covered with minute spinules. The dorsal margin of the proximal joint is beset with irregularly covered spinules.

Second maxilliped (Fig. 1l) is the main prehensile limb of the male *Clavella*. It is cylindrical in shape and tapers slightly towards the distal end. The end is provided with an apical claw twisted in such a manner as to close from the lateral median side in the coronal plane. When the claw closes, its tip enters a shallow cavity, the median margin of which is reinforced with a cuticular rib, distinctly serrated. A fold of the cuticle of the female is held pressed into the cavity by the tip of the claw, the serrations of the margin helping to maintain the hold. Two cuticular ribs (Fig. 1l) strengthen the limb.

THE DISTRIBUTION ON THE HOST

Clavella on whiting: The distribution of *Clavella* in the buccal and branchial cavities of whiting is shown in Table II. A high proportion of parasites (38.6 % in sample no. 1) was found attached to the mucosa of the buccal cavity, both in fish of 0+ group and in the 2-3 year olds. Its distribution on the gills suggested that *Clavella* favours the first gill arch, rapidly decreasing in abundance towards each successive arch. In sample no. 1 out of 285 *Clavella* on the gills 61.7 % were attached to the first, 23.8 % to the second, 8.8 % to the third and only 5.5 % to the fourth gill arch. Similar distribution was found in all samples of whiting examined and was the same for both juvenile and adult parasites. The distribution of *Clavella* of whiting appears to be very restricted in the choice of the attachment site. In sample no. 3, for example, out of 63 parasites found on 190 fish, only 10 juveniles were found on the filaments and only two on the arches. The remaining ones were all attached to the gill rakers.

Another interesting feature of distribution was the attachment of *Clavella* to the posterior wall of the branchial chamber posterior to the gills, along the line where it is bordered by the margin of the operculum. This habitat, referred to in the tables as "posterior rim", was infested by 5.5 % of *Clavella* in sample no. 1 and 23.0 % in sample no. 2. However, in combined samples no. 3 and 4 only two specimens were found in that site. In samples no. 1 and 2 the great majority of parasites living on the posterior rim were adult.

Infestation with *Clavella* decreases with the age of the host. At the age of 6 months 92.0 % of whiting were infested, with an intensity of 5.7 per fish, while at the age of 2-3 years infestation dropped to 20 % and the intensity to 1.6. The reaction of the host tissues to infestation did not significantly differ from that described by Nunes-Ruivo (1957) for *Clavella* infesting the gills of cod.

Clavella adunca f. *sciatherica*. Table II shows its distribution on the gills of

TABLE II
Distribution of *Clavella* on whiting, cod, and haddock.

Species	Sample No.	Age	Host No. ex.	Parasite Stage	Parasite No.	Habitat								Incidence	Intensity
						Gill arches				Posterior rim					
						1st	2nd	3rd	4th	Mouth	Operculum				
Whiting	1	10 mths.	100	92	Adult	95	32	6	1	1	29	6	20		
					Juvenile	428	144	62	24	15	173	1	9		
					Total	523	176	68	25	16	202	7	29	92.0 % 5.7	
	2	10-14 mths.	324		Adult only	239	61	10	3		85	25	55		
	3	2-3 yrs.	190	38	Adult	44	24	6		1	12		1		
					Juvenile	19	16	1	1	1					
					Total	63	40	7	1	2	12		1	20.0 % 1.6	
	4	2-3 yrs.	95		Adult only	12	4	1			5	2			
Cod	1	10 mths.	28	23	Adult	30	3			1	26				
					Juvenile	37	9	2			26				
					Total	71	12	2		1	52			82.1 % 3.1	
	2	2-3 yrs.	47		Adult only	51	4	1			39	7			
Haddock	1	5 mths.	55	—	Adult	20	3	2	3	3	9				
					Juvenile	22	4	1	6	4	7				
	2	10-14 mths.	45	19	Adult	20	3	2	3	3	9				
					Juvenile	22	4	1	6	4	7				
					Total	42	7	3	9	7	16			42.2 % 2.2	

There are no essential differences between positions occupied by this form of *Clavella* and that described above for whiting. Similar preference is shown for the gill arch and an equally high proportion attaches to the buccal mucosa. No sites have been found, however, along the posterior rim. Considerable differences are found also between the sites occupied on the individual gill arches by this form of *Clavella* and those previously described. While on the latter the parasite was virtually restricted to the gill rakers, on the former it occurred indiscriminately on both the arches themselves and the filaments. This observation is in agreement with those by Nunes-Ruivo (personal communication).

Clavella dubia. In contrast to the forms described above, this parasite causes the formation of large swellings round the bulla. The swellings are about twice the size of those found in other forms of *Clavella*. The distribution of this parasite on the gills of haddock is in striking contrast to that found in other examined forms of *Clavella*, since it shows no preference for any gill arch, being more or less randomly distributed (Table II). As in other forms of *Clavella*, however, a high proportion of *C. dubia* is found in the buccal cavity (38 %). It is interesting to note the absence of *Clavella* from the fish five months old, while those aged 14 months are already 42.2 % infested.

The parasite is attached mainly to the filaments, preferably their proximal parts, and the gill arches (Nunes-Ruivo, 1957).

DISCUSSION

The evidence indicates that the proportions of the body as well as the relative sizes of the mouth-parts and other appendages of *Clavella* can be used in specific diagnosis only as auxiliary features. Without the presence of definite morphological differences they point only to infraspecific ecotypic distinctions. For this reason the work described here was concerned mainly with the structure of the appendages.

Nunes-Ruivo (1957) described for the first time the existence of definite differences between the maxilla of *C. adunca* and that of *C. dubia*. These differences were among the chief reasons why she upheld *C. dubia* as a separate species. Having re-examined the mouth-parts of *C. dubia*, the present author confirmed her opinion. The maxilla of *C. dubia* (Fig. 1m) differs from that of *C. adunca* and *C. cod* and *Clavella* on the gills of whiting in having no lateral spine at the base of the endopodite but it is studded with small denticulations along the dorso-lateral margin of the basal peduncle. The dividing line is drawn, therefore, between *C. dubia* on the one hand and the parasites of cod and whiting on the other. There are no other structural differences between these three forms of *Clavella* which could be accepted for the purpose of specific diagnosis. Among the ecotypic differences observed was the size of the denticles forming the serrations of the internal margin of the claw of the second maxilliped of female, largest in *C. a. f. sciatherica* and smallest in *Clavella* from whiting. Similar differences were observed between the serrations of the tips of the endo- and exopod of the

male second antennae. All three types of males were otherwise very similar and certainly unsuitable for specific diagnosis.

This essential similarity between *C.a. f. sciatherica* and the parasite of whiting suggests that the latter should be regarded as yet another ecotype of *C. adunca* and designated, to follow the practice established by Nunes-Ruivo, as *C. adunca f. devastatrix*.

The study of the distribution on the host also allows a dividing line to be drawn between *C. dubia* and the other two forms of *Clavella* examined. Only *C. dubia* shows no definite preference for the first gill arch of its host.

It is very interesting to find that haddock is infested by a species of *Clavella* distinct from that found on both cod and whiting. The position of all these three host species is the same in respect of *Lernaeocera* (Lernaeidae), haddock harbouring *L. obtusa* and the two other species *L. branchialis* (Kabata, 1957). One could expect in view of this fact alone that significant ecological differences separate haddock from its gadoid relatives.

The study of host-parasite relations between *Clavella* and its gadoid hosts also offers several interesting conclusions. Firstly, the fish are not infested until they descend to the bottom, at least in the case of haddock but probably also in that of the other two species. They must be attacked soon after they make their descent and within about five months reach very high incidence and intensity of infestation. This is in contrast to some other copepods; Caligidae, for example, infest whiting in its pelagic stage (Russell, 1933). Secondly, some differences must exist between the environmental conditions offered by the gill chambers of the three gadoids, to account for some differences in distribution of *Clavella* within them. These conditions probably change with age. This is suggested by the fact that in whitefish *Clavella* is found on the "posterior rim" in the young fish only. Even in that fish, however, it is found predominantly in the adult stage, suggesting that it infests its host at an early age of the latter and that the recruitment of parasites on the site of attachment ceased within a short time. This is perhaps due to the fact that changes can take place in the circulation of water in the gill chamber with the age of fish. Such changes and their influence on the gill parasites were established by Iziumova (1953), who studied young carp and its gill Monogeneoidea.

Thirdly, the infestation with *Clavella* in all probability takes place through the mouth, larvae being carried over the gills with the respiratory current. It has been established for *Lernaeocera* that the copepodid larvae attempt attachment on coming in contact with any solid object, not excluding artifacts (Kabata, 1957). Many of them probably come in contact with the mucosa of the mouth before reaching the gills and, as a result of their "attachment reflex", settle in the buccal cavity.

Both *C. adunca* and *C. dubia* tend to decrease in abundance with the age of the host. Although the figures presented in this paper are not complete enough, they are certainly in agreement with similar observations made by Poulsen (1939) on *C. adunca*.

Leigh-Sharpe (1925) observed an antagonistic relationship between parasitic copepods and Monogenoidea on the gills of whiting. This is in practice restricted to the relations between *Clavella* and *Diclidophora merlangi*. Since there is no doubt that both these parasites occur on the gills of the same fishes and on the arches of the gills, Leigh-Sharpe's statements appear at first sight to be without foundations. It is true that the infestation of whiting gills with *Diclidophora* increases with age of the fish, while that with *Clavella* decreases. In the pinned whiting *Diclidophora* increased in incidence from 40 to 73 % and in density from 0.7 to 2.1 within the first two years, while at the same time *Clavella* dropped from 92 to 20 % and intensity from 5.7 to 1.6. When, however, one takes into account the fact that both in cod and haddock the infestation with *Clavella* diminishes in a similar manner, these figures are inconclusive. At the same time, whiting is the only fish on the gills of which *Clavella* appears to be able to infest the filaments and the only one with a very common monogenean nem. In view of this, Leigh-Sharpe's observation should be taken into account and the existence of a possible antagonism between *Clavella* and *Diclidophora* signified. In British waters there still remains the problem of *C. brevicollis* (Paine-Edwards, 1940) described from the fins of haddock and of *C. invicta* on the gills of pollack. The former has not been found by this author; the latter lives in the northern North Sea where its host, *Gadus pollachius*, is absent.

RÉSUMÉ

Ces types de *Clavella* ont été examinés: *C. adunca* f. *sciatherica* des branchies de la Morue, *C. dubia* de celles du Lieu, et une *Clavella* des branchies du Merlan. Une attention particulière a été accordée à la structure des pièces buccales et des autres appendices, et aux proportions du corps. D'après ces observations, l'auteur a conclu que *C. dubia* est une espèce valide, alors que la *Clavella* du Merlan est un écotype de *C. adunca*. Il propose de nommer cet écotype *C. adunca* f. *astatrix*. Il a aussi observé des différences entre *C. dubia*, d'une part, et *C. adunca* de la Morue, du Merlan, d'autre part, en ce qui concerne la distribution sur l'hôte. La première ne manifeste aucune préférence pour un arc branchial particulier et s'attache principalement à la partie proximale des filaments branchiaux, tandis que la seconde préfère nettement le premier arc branchial. *C. a. astatrix* évite les filaments branchiaux et s'attache presque uniquement aux branchiospines. Ceci est peut-être dû à ses relations antagonistes avec *Diclidophora*, un parasite commun sur les filaments branchiaux du Merlan. L'auteur attire l'attention sur les similitudes entre *Clavella* et *Lernaeocera* dans leur infestation de la Morue, du Merlan et du Lieu. Dans les deux cas on trouve les mêmes espèces sur la Morue et le Merlan, mais une espèce différente sur le Lieu.

BIBLIOGRAPHY

- BEY, R., 1934. The development of certain parasitic Copepoda of the families Caligidae and Clavellidae. Proc. zool. Soc. London, **1934** (2): 177-216.
- GAARD, P., 1947. Contribution to the phylogeny of the Arthropods. Copepoda. Spolia zool. Mus. Hauniensis, **8**: 1-236.
- NOVA, N. A., 1953. Notes on methods of determining specificity of Monogenoidea of fishes (In Russian). Trudy zool. Inst. A. N., **13**: 155-159.
- SCOTT, Z., 1957. *Lernaeocera obtusa* n. sp., a hitherto undescribed parasite of the haddock (*Gadus pleglefinus* L.). J. mar. biol. Ass. U.K., **36**: 569-592.
- , 1958. *Lernaeocera obtusa* n. sp.; its biology and its effects on the haddock. Mar. Res. Scot., **1958** (No. 3): 1-26.

- LEIGH-SHARPE, W. H., 1925. A revision of the British species of *Clavella* (Crustacea Copepoda) with a diagnosis of new species, *C. devastatrix* and *C. invicta*. *Parasitology*, **17**: 194-200.
- , 1933. A second list of parasitic Copepoda of Plymouth with a description of three species. *Parasitology*, **25**: 113-118.
- NUNES-RUIVO, L., 1957. Contribution à l'étude des variations morphologiques de *Clavella* acicula (H. Ström), copépode parasite de *Gadus callarias*. Considérations sur quelques *Clavella* sites des Gadidae. *Rev. Facult. Cienc. Lisboa*, (2) **5**: 229-256.
- POULSEN, E., 1939. Investigations upon the parasitic copepod *Clavella uncinata* (O. F. Müller) in Danish waters. *Vidensk. Medd. Dansk. naturh. Foren.*, **102**: 223-244.
- RUSSELL, F. S., 1933. On the occurrence of young stages of Caligidae on pelagic young fish in the Plymouth area. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **18**: 551-553.

Pyrgoma PREFLORIDANUM, A NEW SPECIES OF CIRRIPED FROM THE CALOOSAHATCHEE MARL (PLEISTOCENE) OF FLORIDA

BY

H. K. BROOKS AND ARNOLD ROSS
University of Florida, Gainesville, Fla.

INTRODUCTION

A corallum of *Manicina mayori* (Wells) with 51 individuals of the epizoic barnacle, *Pyrgoma*, embedded in it was discovered in a collection of fossils from the renowned fossil locality of the Caloosahatchee River in Florida. The species and its barnacle are obligate exploiters of live corals for substratum and shelter. The discovery of this interesting specimen, of Pleistocene age, with so many well preserved individuals of this little known barnacle resulted in an investigation of the species and the cognate recent forms. These cirripeds are thought to be largely Indo-Pacific in occurrence, although an examination of the coral collection in the Department of Geology, obtained through studies of the Florida Reef, near Key West, disclosed many infected coralla. Laboring under the inadequacy of present knowledge of the extant epizoic barnacles, a new species of fossil barnacle from the Caloosahatchee marl is here described and named.

The abundant and well preserved molluscan fauna of the Caloosahatchee marl has been intensively studied. Heilprin (1887) and Dall (1887, 1892) made the preliminary studies, and both believed the deposit was of Pliocene age on the basis of the percentage of extinct species associated with the remains of extant species. The Caloosahatchee marl became known as the most prolific Pliocene fossiliferous deposit of North America. Recent studies (DuBar, 1958 and Brooks, unpublished) have yielded Pleistocene horse teeth from within the marl. The presence of *Equus* cf. *E. leidy* Hay is a much better guide to the true age of the deposit than the invertebrate fauna. Thus, the formation must be Pleistocene in age.

The rich and diverse Caloosahatchee coral fauna has not been systematically studied. The collections of the Florida State Museum contain an assemblage of more than 14 species of Scleractinia, and one hydrocoral, which can be assigned to known recent species. A few of the fossil specimens differ from the modern in minor details. The coralla, all less than 23 cm in diameter, are affixed to the bedded, underlying, Bee Branch member of the formation. From the relatively small size of the coralla, and the absence of superimposed generations of coralla, it is best to term this occurrence a coral patch rather than a reef or bioherm. It is probable that true reef structure was not established due to the short time that favorable conditions existed for coral growth.

The meandroid corallum of *Manicina mayori* (Wells), host to the cirripeds, is approximately 10 cm in diameter and 6.5 cm high. The shells and embedded bases of the epizoic barnacles are evenly distributed on the ridges (collines) between serial corallites that branch to form the valleys. The individuals have a distinct preferential orientation on the collines. In every case where the compartments could be distinguished, the carinal end of the shell is situated on the side toward the dorsal central area of the corallum. No other coral specimens contained in the collections possessed associated barnacles. The infested corallum, and many of the other corals, were bored by the mollusk, *Lithophaga*. Several of the corals have calcareous tubes of sedentary polychaetes.

The Caloosahatchee coral fauna consists of species that are now present in the Florida Keys. These species also occur northward in patches along the west coast of Florida. The exception is *Manicina mayori* (Wells), which is known today only from shallow water at Dry Tortugas.

The only recent species of *Pyrgoma* known from Florida is a single specimen described by Pilsbry (1931). This specimen, *P. floridanum*, was collected by sponge divers working out of Tarpon Springs. No other collecting data accompanies Pilsbry's description. The coralla shown in plates 5, 12 and 38 of Smith's "Atlas of Reef Corals" bear many individual epizoic cirripeds that are not acknowledged in his text. Interesting to note are the close affinities of *P. floridanum* with the fossil material from the Caloosahatchee marl. Differences of such significance exist that a new species must be established for these Pleistocene fossils.

DESCRIPTION OF NEW SPECIES

The fossil specimens from the Caloosahatchee marl reveal all the significant skeletal features utilized in the study of barnacles. Though the compartments were broken off in several of the individuals, the majority remained intact. Most individuals show only slight external erosion. By careful search within the living chambers of the shells, excellent specimens of the opercular plates, i.e. terga and scuta, were obtained. Without these plates little of taxonomic significance could be contributed by this study. The terminology employed in the description of morphological features is that of Darwin (1854a).

Class Crustacea Lamarck, 1815.

Subclass Cirripedia (Cuvier, 1800) Burmeister, 1834.

Order Thoracica Darwin, 1854.

Family Balanidae Gray, 1825.

Genus *Pyrgoma* Leach, 1817.

Type species: *Pyrgoma cancellata* Leach, 1818.

The fossil barnacles possess the characteristics of this genus. Their bases are embedded within the corallum of a coral. The shell consists of four compartments with external sutures present, but not distinct in all individuals, and radii are well developed. The opercular valves are balanoid. This genus is discussed in detail below.

Pyrgoma prefloridanum new species

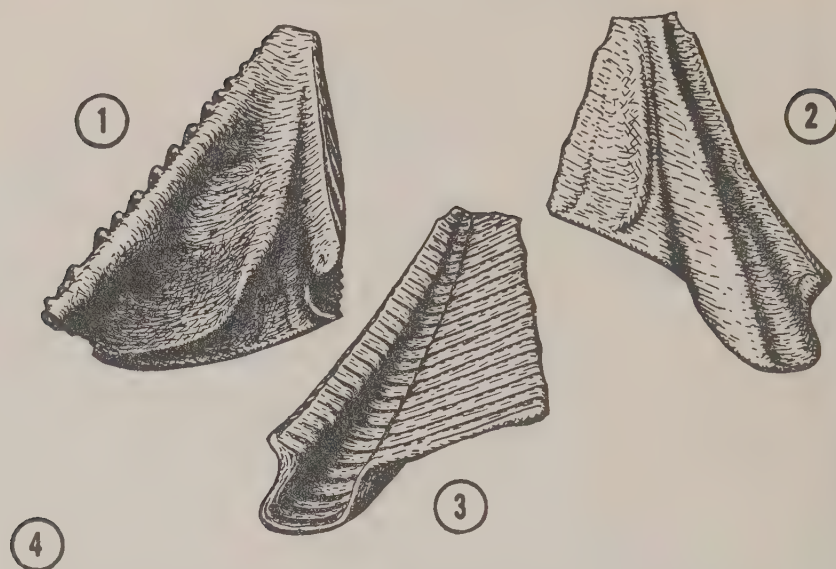
Pls. V and VI, Text-figs. 1-3.

The shell is a low cone, apically truncated, with an ovate basal outline. The orifice varies considerably in size, and is oriented facing obliquely upward and away from the carinal side, which is higher than the rostral side. The carinal side of the orifice forms an angle of 70-90 degrees, whereas the rostral side is rounded. The external surface of the shell is ornamented with strong ribs in those specimens that are not abraded. Primary ribs converge to the orifice. Intercalated secondary ribs extend only about half the distance from the base to the orifice. The four compartments are thick and heavy; the carina being the highest with an abrupt flexure along its vertical axis. The arcuate rostral plate has a considerably greater width than the other compartments. The compartments are incipiently plesced with the suture sometimes indicated by a row of pores resulting from the interlocking dentate margins of the plates.

The size and proportion of significant parameters are presented in tabular form (text-fig. 4). Measurements were made on those individuals where reliable data could be obtained. The number of observations, arithmetic mean, standard deviation, maximum size, minimum size and the measurements and proportions of the holotype are presented where appropriate. The height of the shell was measured as the distance from the basis to its greatest height. The length and width measurements were made along the greatest carinal-rostral, and lateral axes respectively, exclusive of the costations. The length and width of the aperture were also measured in these axes. The number of ribs counted include both the primary and secondary ribs. The values of length to width, and height to width proportions of the shells were calculated and are presented.

Internally the sheath extends to the basal margin of the compartments and is deep for its basal edge, is attached to the parieties. A shallow space separates the sheath and the compartment along the lower margin of the sheath. Only in this narrow space is the inner lamina of the parieties exposed, and is here seen to be smooth. In life the opercular valves and membrane were attached to the lower edge of the sheath. The surface of the sheath is coarsely striated transversely. These lines of growth are bent sharply upward immediately adjacent to the sutures. On the alae the extremities of these lines extend upward as striae. The wide carinal alae, and the ala of the left and right latera underlap toward the rostral compartment. The overlapping portions of the compartments which form the joint with the alae are faintly striated horizontally. On the interior of the shell the sutures are distinct. There is an apical gapping of the sutures as a result of the summits of the alae being rounded. This is referred to by some authors as internal plescing. ii. The compartments are so developed and joined that their summits are flush, and as a result the perimeter of the orifice is smooth.

The sutures are straight; disarticulated compartments show prominent, oblique,



CHARACTERS MEASURED (in mm.) and their PROPORTIONS	STATISTICAL DATA					
	NO. OBSERV- ATIONS	ARITH- METIC MEAN	STANDARD DEVIATION	MAXIMUM	MINIMUM	HOLOTYPE
SHELL HEIGHT	25	2.2	0.4	3.0	1.5	2.8
SHELL LENGTH	25	8.6	1.0	10.5	6.4	9.0
SHELL WIDTH	25	7.0	0.8	8.8	5.0	7.0
SHELL H./W.	25	0.32	0.05	0.42	0.21	0.40
SHELL L./W.	25	1.23	0.12	1.50	1.05	1.29
RIBS ON SHELL	22	29	4	36	21	31
APER. LENGTH	23	3.1	0.6	4.1	2.0	3.1
APER. WIDTH	23	2.1	0.4	2.9	1.1	1.7
DEPTH OF BASIS	10	8.3		18	6	
BASIS WIDTH	9	6.5		8	6	
BASIS D./W.	9	1.25		2.25	1	

Fig. 1. Interior of the scutum of *Pyrgoma prefloridanum*, $\times 6$.Fig. 2. Interior of the tergum of *P. prefloridanum*, $\times 6$.Fig. 3. Exterior of the tergum of *P. prefloridanum*, $\times 6$.Fig. 4. Size and proportions of significant parameters of *P. prefloridanum*.

interlocking denticles on their edges. This interlocking can sometimes be distinguished on the external surface of complete shells.

The wall structure of the compartments were studied both in broken and in longitudinal sections. Parietal tubes are present in three series. The tubes of the outer series are circular in outline and alternate in their occurrence. The inner series of tubes are much larger and are elliptical in section; the axis of elongation being parallel to the lamina. The longitudinal septa are basally denticulate. The coarse denticulate pattern is widest at the external margin of the shell, and tapers evenly toward the complete thickness of the shell. Though good interlaminar figures have not been obtained, it is believed they are identical to the basal denticulations of the longitudinal septa.

The basis is deeply embedded in the corallum. The large conical basis must have contained the viscera, if not the complete animal. Two stages of growth are indicated by the shape of the basis. There is a small initial cup which flares into the adult form. The final portion of deeply embedded individuals becomes cylindrical. Statistical data on the depth of the basis is presented in Text-fig. 4. The internal width at the surface of the basal cup is also presented, and proportion of depth to width calculated. Internally, the basis at its inception is smooth, but becomes furrowed with upward growth. Every fourth furrow is pronounced. The basis is not permeated by pores.

The seam between the compartments and the basis can usually be distinguished. On abraded specimens it is obvious, and appears either as a suture, or a double row of pores and a perforate suture.

Only a single specimen of each of the opercular plates were recovered, and in most specimens the apex was broken off. In general form the unfused scutum and tergum are balanoid in their morphology (Text-figs. 1, 2, and 3).

The triangular scutum is nearly as wide as high (length, 4.2 mm, width, 3.2 mm). Externally, fine beaded growth ridges parallel the base. The basal margin is evenly convex. The occludent margin is straight, slightly reflexed and thick; alternate growth ridges forming somewhat oblique teeth on the inner surface (denticulated). A small shallow pit occurs a short distance above the basi-rostral angle parallel to the occludent margin. The adductor ridge is long and extremely prominent; in the upper half standing near the articular ridge, becoming higher and overhanging in the lower portion, curving evenly, and reaching the basal margin approximately one-third the width from the basi-rostral angle. The articular ridge is strongly developed, slightly reflexed, long and extending almost to the basi-tergal angle. The lower end of the ridge is rounded and oblique. There is a short prominent ridge on the mediad side of the articular ridge, extending medially a short distance from the basal end. The articular ridge crest bears seven articular grooves, arising in the articular furrow, crossing the crest and running obliquely towards the apex. There is no intervening callus between the adductor and articular ridges. The articular furrow is moderately deep, narrow, and extends from the basi-tergal angle to the apex. The adductor muscle pit is shallow and

elongate. The pit for the rostral depressor muscle is moderately small, shallow and broad.

The growth ridges of the tergum are coarser than those of the scutum. The external longitudinal furrow is broad and strongly sculptured; the carinad lip overturned, the scutad lip open. The furrow is open throughout its length narrowing gradually toward the apex. The spur is moderately long and obliquely rounded. The growth ridges are fine on the main portion of the valve, whereas they are coarser and wider apart in the spur fasciole. The spur forms an angle of 15 degrees with the scutad portion of the basal margin; a 150 degree angle is formed by the basal margin and spur on the carinad side. The articular ridge is not separate and distinct, but confluent with the internal longitudinal ridge. There is a moderately long, shallow, narrow groove on the scutad side of the internal longitudinal ridge, arising on the spur, and extending less than one-half of the distance to the apex. An extremely small pit is adjacent to the apical end of this groove on the scutad side of the longitudinal ridge. A short, moderately narrow pit is juxtaposed to the spur on the internal scutad portion of the valve above the basal margin. The articular furrow is long, narrow and shallow. The mediad lateral depressor muscle crest parallels the longitudinal articular ridge in the upper half and lower portion curves evenly, and ends before reaching the basal margin. The carinad crest is not as prominent, and more or less parallels the mediad crest.

Types: Holotype, Florida State Museum, No. 1313H; paratypes 1313 (50 individuals), 1314 (scutum), 1315 (tergum), and 1316 (carina, left and right latera and rostrum).

Occurrence: Caloosahatchee marl, "Upper shell bed" member, Pleistocene, Sec. 13, T. 43 S., R. 28 E., in exposure on south bank of Caloosahatchee River, 2 miles west of La Belle, Hendry County, Florida.

Collector: Mrs. J. C. MacBeth, 1957.

This species is closely related to the recent species, *Pyrgoma floridanum* Pilsbry. The shell resembles *P. floridanum*, but differs by the radial ribs being intercalated by secondary ribs, and sutures marking the compartments and the sheath. The compartments are strongly ridged below the projecting sheath in *P. floridanum* according to Pilsbry, but this is not the case in this species where the sheath extends almost to the basal margin of the compartments, and the inner laminae are smooth. The scutum is ridged from base to apex, lacking the short curved furrow in the apical region of *P. floridanum* (Pilsbry, 1931, fig. 4). The scutum further differs by a combination of the following: the occludent margin is straight, not overturned (reflexed) as it approaches the basi-rostral angle; the lateral depressor pit is broader and shallower; and there is no intervening callus between the articular and adductor ridges.

The most distinct differences between this species and *P. floridanum* occur on the tergum. This new species is characterized by a wider longitudinal furrow which is open throughout its length. The two depressor crests are more prominent, and are parallel, not oblique, to the internal longitudinal ridge, and the angles formed by the spur and basal margin are greater than those in *P. floridanum*.

the scutum of *Pyrgoma anglicum* Sowerby differs from that of the new species its basi-tergal angle being more rounded; the adductor ridge not as high and changing, while the tergum possesses a distinct articular ridge, and "crests for depressor muscles, feebly developed" (Darwin, 1854b, p. 37). The sheath of *anglicum* differs by occupying the upper half of the shell only, and showing only of only two sutures at the carinal end. *P. anglicum* further differs by possessing a basis which is not conical, "sometimes even flat" (Hiro, 1935, p. 54), and permeated by pores.

The scutum of Darwin's "var. 1" of *Pyrgoma (Creusia) spinulosa* Leach (*Creusia spinulosa* var. *eu-spinulosa* Broch, 1931) differs by its articular ridge being reflexed, the basi-tergal angle pronounced and abrupt, and the adductor more angular. The oval, nearly flat shell of *P. spinulosa*, in contradistinction to that of this new species has its surface ornamented with many narrow and approximate ridges, which are frequently indistinct, while the orifice is usually bond-shaped, and the walls are generally strongly ribbed internally.

The furrow lips on the tergum in "var. 4" of *P. spinulosa* appear to be more firm on both sides, while the spur fasciole sculpture appears to be the same as the rest of the valve, as illustrated by Darwin (1854a, pl. 14, fig. 6i).

Creusia barbadensis Withers, possesses in common with this new species a pear shell, a basis with comparable longitudinal furrows, and incomplete external fusion of the compartments (two external sutures were present at the carinal end of the shell on some individuals), but differs by having its subtriangular scutum and tergum fused together; the sheath occupying the upper half of the shell only, and distinct and rounded ribs on the inner lamina below the projecting scutum.

DISCUSSION OF THE GENUS *Pyrgoma*

At the time Darwin (1854a, p. 354) monographed the sessile cirripeds he pressed six genera as synonyms of *Pyrgoma* (*Boscia* Ferussac, *Savignium* Leach, *Extrema* Leach, *Adna* Leach, *Daracia* Gray, and *Nobia* Sowerby). With questions to its taxonomic value, another genus, *Creusia* Leach, was relegated to subgeneric rank. Darwin (1854a, p. 375), in discussing this subgenus states, "*Creusia* differs from *Pyrgoma* only in the shell being separated by sutures, into four compartments, with well developed radii, in other respects, such as general habitat, the cup-formed imbedded basis (not permeated by pores), in the characters deduced from the mouth and cirri, there are no generic differences." Most subsequent authors (Cailliaud, 1865; Weltner, 1897; Borradaile, 1903; Krüger, 1911; Pilsbry, 1913; Annandale, 1924; Withers, 1926, 1929; Broch, 1931; Korschelt, 1933; Hiro, 1935, 1938; Utinomi, 1943) have reestablished *Creusia* to generic rank. The study of the fossils from the Caloosahatchee marl confirmed that Darwin's skepticism of the validity of *Creusia* was justified. Actually, the only morphological character used to distinguish between the genera *Creusia* and *Pyrgoma* is the degree of fusion of the compartments. The other

character, radii, usually given in the generic analysis, is dependent upon the growth pattern of the compartments. Even the type species of *Creusia*, *C. spinulosa* Leach often fails to show this morphological feature (Korschelt, 1933, Figs. 21 and 22; Hiro, 1935, Fig. 1). In some species referred to *Creusia* it is completely lacking, i.e., *Creusia barbadensis* Withers. Is the presence or absence of distinguishable sutures between the compartments a valid basis upon which to separate these closely related cirripeds? This question was raised in the course of study of *Pyrgoma prefloridanum* in which varying degrees of concrescence occur.

There has been a phylogenetic trend toward concrescence in several lines of balanomorph evolution, especially in those forms in which the original eight compartments of the shell are reduced to four through fusion. Besides the example of *Creusia-Pyrgoma* in which complete fusion of the compartments may occur, resulting in a shell consisting of a single piece, parallel examples can be cited in other tetramerous genera, e.g., *Tetracrita*, *Elminius*, and *Chamaesipho*. In a discussion of the phylogeny of the Balanomorpha, Withers (1928, p. 45) wrote: "*Chthamalus* has six compartments, and from this form has probably arisen *Chamaesipho*, which has four compartments only, although in the adult of the species *C. columna* (Spengler) there is virtually a single shell, for the sutures are obliterated both externally and on the inside of the sheath. While checking Darwin's observations on this last species, I came across an extremely young shell having a rostro-carinal length of 0.5 mm, and on each side of it a suture can be seen delineating the lateral from the rostro-lateral compartment. *C. columna* consequently shows a transition from six compartments to a single shell, and the fusion of the lateral and rostro-lateral compartments, till now an assumption, is proved." This, as a result of phylogenetic recapitulation, different degrees of fusion were observed in the development of the individuals of this species.

While collecting specimens of the genus *Tetracrita* on the northeast coast of Florida, the authors observed many cases in which external sutures and radii were not visible. The only means of delineating sutures was by tracing them from the internal side. In discussion of the general appearance of the genus *Tetracrita*, Darwin remarks (1854a, p. 322) "The radii are either well developed, as in the species; or they are entirely absent, as in the great majority of the specimens of *T. porosa* and *serrata*." He goes on to say, "In many individuals of *T. porosa* and *purpurascens* not only are the radii absent, but the four compartments are caudally together without any trace, on the external surface, of the sutures." The genus *Elminius* may also lack sutures and radii under certain conditions. In discussing *Elminius plicatus* Gray, Darwin (1854a, p. 352) states, "The radii are often well developed, even the sutures being obscure..."

Students of recent barnacles, working with *Pyrgoma* and *Creusia*, have often been perplexed with the variability of concrescence. Darwin found (1854a, p. 355), "...in some specimens of (*Pyrgoma anglicum*) and *P. conjugatum* there were traces of two, but only two, sutures on the sheath, one on each side to its carinal end" and (p. 375), "This affinity is more particularly evident

Creusia is compared with the first few species of *Pyrgoma*; indeed, for a short time I was inclined to consider var. 10 of *Creusia* as *Pyrgoma conjugatum*." In *Pyrgoma floridanum*, Pilsbry (1931, p. 81) found that, "Though no traces of sutures are to be seen externally, linear sutures mark the sheath." In none of the varieties of *Creusia spinulosa* figured by Hiro (1935, Figs. 1a, 2a, 2b, and 3) from Tanabe Bay, Japan, are radii shown, and only in Figure 3c, of *C. spinulosa* var. *angustiradiata* Broch are external sutures vaguely indicated. In the text (p. 49-52) he refers to the difficulty of distinguishing the compartments, and the incomplete development of the radii. Hiro (p. 52) synonymized *Pyrgoma indicum* Annandale, 1924, from the Bay of Bengal with *Creusia spinulosa* var. *angustiradiata* Broch with the observation "Either in the general appearance or in the shape of the opercular valves, there is hardly any difference between the numerous specimens of this variety before me and the specimens in the photographs of *Pyrgoma indicum* in Annandale's paper. Annandale stated, 'the internal structure of the shell is characteristic in that the compartments . . . remain distinct in spite of the complete fusion of the outer external surface.' The external surface of this variety appears to be devoid of the suture between the compartments, because it is heavily corroded by the incrustation of corals. But a careful examination of a large number of specimens reveals the presence of an obsolete suture, which is comparatively distinct between the lateralialia and rostrum. If one presses a shell with the finger, it is broken along certain axes . . ." In the examples cited above, it would not be best to recognize only one genus and avoid the confusion resulting from the failure of the suture to serve as a distinguishing taxonomic character? Enough final judgement as to the validity of the genus *Creusia* must await a more detailed study of the recent species assigned to both *Pyrgoma* and *Creusia*. We believe that *Creusia* is not worthy of recognition, even as a subgenus. Until diagnostic differences can be presented that are not dependent on corrosion, preservation or ontogenetic development, we believe that *Creusia* should be regarded as a synonym of *Pyrgoma*.

With the suppression of *Creusia*, the diagnosis of *Pyrgoma* would be modified to include all the obligate, epizoic, tetramerous barnacles with their basis situated in the corallum of live corals. It would be characterized as follows: compartments four, separated by sutures, or concrescent; radii variably developed; cup-shaped or sub-cylindrical; opercular valves either balanoid or fused, without structural evidence of their line of juncture.

A complete study of the literature was made to determine the validity of the generic names. The name *Pyrgoma* was first published by Leach in 1817 in a notice on the classification of cirripeds being prepared for the supplement to the *Encyclopædia Britannica*. The source of the name was an unpublished manuscript of J. Savigny. *Creusia* was presented on the same page (Leach, 1817, p. 68) but with *Pyrgoma*. In neither case was a binomen employed. It was not until Leach (p. 171) proposed the species *Pyrgoma cancellata* that the generic name was fixed. *Pyrgoma cancellata* was listed and characterized before *Creusia spinu-*

hazka, 1893, from Austria; *Pyrgoma multicostatum* Sequenza, 1873, from France and *Paracreusia trolli* Abel, 1927, from Italy; they all are believed to represent the unfused "Creusia-stage" of development (Withers, 1929, p. 599). One of these species are of questionable validity. *Pyrgoma anglicum* Sowerby, 1833, from the Craig deposits of Pliocene Age in England, and the Pleistocene deposits of Japan (Sakakura, 1934), and *Creusia barbadensis* Withers, 1926, of Pleistocene Age from the West Indies are the only other fossils of this type previously described, however, a reference is made to *Pyrgoma* sp. in a faunal list of fossils occurring in the Fort Thompson formation of Late Pleistocene age in northern Florida (Parker, Ferguson, Love, et. al., 1955, p. 75). *Pyrgoma prefloridanum* is the first species of fossil epizoic barnacle to be described from North America.

ACKNOWLEDGEMENTS

The Department of Geology, the Florida State Museum and the Graduate School of the University of Florida have generously provided facilities and supplies to further research in paleontology. Casper Rappenecker of the University of Florida read manuscript copy of this paper and contributed many helpful suggestions.

RÉSUMÉ

La nouvelle espèce de Balane épizoaire, *Pyrgoma prefloridanum* n. sp., est décrite des marnes Caloosahatchee, du Pleistocène, en Floride du Sud. Cette espèce fossile présente des degrés variables de cohalescence des quatre pièces de la muraille. La présence ou l'absence de sutures entre les pièces apparaît comme un critère taxonomique auquel on ne peut se fier, quoique ce caractère morphologique ait été employé dans le passé pour différencier le genre *Creusia*. Le fossile est rattaché au genre *Pyrgoma* et le genre *Creusia* est supprimé en tant que synonyme.

EXPLANATION OF Plate V. *Pyrgoma prefloridanum* Brooks and Ross, Caloosahatchee marl, Pleistocene, LaBelle, Florida.

- fig. 1. Tergum, interior, Fla. State Mus. No. 1315, $\times 6$.
- fig. 2. Holotype, Fla. State Mus. No. 1313H, $\times 6$.
- fig. 3. Tergum, exterior, Fla. State Mus. No. 1315, $\times 6$.
- fig. 4. Scutum, exterior, Fla. State Mus. No. 1314, $\times 6$.
- fig. 5. Abraded shell showing line of pores along suture between compartments, Fla. State Mus. No. 1313, $\times 6$.
- fig. 6. Basal view of left latera showing denticulate basal articulation on longitudinal septa, Fla. State Mus. No. 1316, $\times 12$.
- fig. 7. Stereo pair of photographs, scutum, interior, Fla. State Mus. No. 1314, $\times 6$.

EXPLANATION OF Plate VI. *Pyrgoma prefloridanum* Brooks and Ross, Caloosahatchee marl, Pleistocene, LaBelle, Florida.

- fig. 1. Corallum of *Manicina mayori* (Wells) with *Pyrgoma prefloridanum* Brooks and Ross embedded, Fla. State Mus. No. 1313 and 1313H, $\times 1$.

Fig. 2. Internal view of compartments separated, Fla. State Mus. No. 12
 × 6.

Fig. 3. Impression of grooved inner surface of embedded basis, × 10.

Fig. 4. Artificial internal impression of basis to show its form, × 6.

LITERATURE CITED

- ALESSANDRI, G. DE, 1922. Cirrhipèdes du Miocène de l'Aquitaine. Act. Soc. Linn. Bordeaux: 203-227, pl. 1, figs. 13-18.
- ANNANDALE, N., 1924. Cirripedes associated with Indian corals of the families Astraeidae, Fungidae. Mem. Indian Mus., **8**: 61-68, pl. 12.
- BORRADAILE, L. A., 1903. Marine Crustaceans, Pt. 7: The Barnacles (Cirrhipedia), in J. S. Gardiner, The Fauna and Geography of the Maldive and Laccadive Archipelagoes: 440-443, figs. 8 & 119.
- BROCH, H., 1931. Indomalayan Cirripedia. Th. Mortensen's Pacific Expedition 1914-1916, Vidensk. Medd. Dansk naturh. Foren., **91**: 1-146, figs. 1-41.
- CAILLIAUD, F., 1865. Catalogue des Radiaires, des Annélides, des Cirrhipèdes et des Mollusques marins, terrestres et fluviatiles recueillis dans le département de la Loire-Inferieure, 320 p., 4 pls.
- DALL, W. H., 1887. Notes on the geology of Florida. Am. Jour. Sci., (3) **34**: 161-170.
- , 1892. Contributions to the Tertiary fauna of Florida. Trans. Wagner Free Inst. Sci., **3**: 201-473.
- DARWIN, C. R., 1854a. A monograph on the Sub-class Cirripedia, The Balanidae, Verrucidae. Ray Soc. London, 684 p., 30 pls.
- , 1854b. A monograph on the fossil Balanidae and Verrucidae of Great Britain. Palaeont. Soc. London, 44 p., 2 pls.
- DUBAR, J. R., 1958. Stratigraphy and palaeontology of the late Neogene strata of the Okeechobee River area of Southern Florida. Fla. Geol. Surv., **40**: 1-267, 12 pls.
- GORJANOVIC-KRAMBERGER, D. M., 1889. Über einen Tertiären Rudisten aus Podgrad bei Anagnina. Soc. Hist.-Nat. Croatica, **4**: 48-55, pl. 1.
- HEILPRIN, A., 1887. Exploration on the west coast of Florida and in the Okeechobee wilderness. Wagner Free Inst. Sci.: 1-134, 19 pls.
- HIRO, F., 1935. A study of Cirripeds associated with corals occurring in Tanabe Bay. Rec. Oceanogr. Works Japan, **7** (1): 45-72, 12 text-figs.
- , 1938. Studies on the animals inhabiting reef corals. Pt. 2, Cirripeds of the genera *Cyprina* and *Pyrgoma*. Palao Tropical Biol. Stat. Studies, **3**: 391-417, 13 text-figs., 1 pl.
- HOEK, P. P. C., 1913. The Cirripedia of the Siboga Expedition, Cirripedia Sessilia. Siboga Exped. Rep., **31**: 129-275, pls. 1-17. (Brill, Leiden).
- KORSCHULT, E., 1933. Über zwei parasitäre Cirripeden, *Chelonibia* und *Dendrogaster*, nebst Angaben über die Beziehungen der Balanomorphen zu ihrer Unterlage. Zool. Jahrb. (Syst.), **1**: 1-40, 26 figs.
- KRÜGER, P., 1911. Beiträge zur Cirripedenfauna Ostasiens. Beitr. Naturgesch. Ostasiens herausg. von F. Doflein, Abh. math.-phys. Kl. K.B. Akad. Wiss. München. 2. Suppl.- **6**: 1-72, 5 figs., 4 tables.
- LEACH, W. E., 1817. Distribution systématique de la classe des Cirripèdes. Jour. Phys., **6**: 1-40. Hist. Nat., **85**: 67-69.
- , 1818. Cirripedes. Encyclo. Brit., Suppl. to ed. 4-6, **3**: 168-171, pl. 57.
- PARKER, G. G., G. E. FERGUSON, S. K. LOVE, et al., 1955. Water resources of southeastern Florida. U.S. Geol. Survey Water-Supply Paper, **1255**: 1-965.
- PILSBRY, H. A., 1916. The sessile barnacles (Cirripedia) contained in the collections of the National Museum; including a monograph of the American species. U.S. Nat. Mus. Bull., **93**: 1-366, 76 pls.
- , 1931. The cirriped genus *Pyrgoma* in American waters. Proc. Acad. Nat. Sci., Philadelphia, **81**-83, figs. 1-5.

- HAZKA, V. J., 1893. Über fossile Creusien des mährischen, niederösterreichischen, steierischen und croatischen Miocaen. Rozpravy, Ceské Akad. Cis. Frantiska Josepha, **2** (2) 1: 1-33, pls. 1 & 2 (Czech & German).
- KURA, K., 1934. Pleistocene Pyrgoma from Tiba Prefecture. Jour. Geol. Soc. Japan, **41**: 575-581, 4 figs.
- H, F. G. W., 1948. Atlantic reef corals. 112 p. 41 pls. (Univ. Miami Press, Coral Gables, Fla.).
- ERBY, G. B., 1820-25? The genera of recent and fossil shells. Pt. 18 of 42 parts, London, pages unnumbered, pls. 11 and 13.
- NER, W., 1897. Verzeichnis der bisher beschriebenen rezenten Cirripeden-arten. Arch. Naturgesch., **63**: 227-280.
- ERS, T. H., 1926. Barnacles of the Creusia-Pyrgoma type from the Pleistocene of Barbados. Ann. Mag. Nat. Hist., (9) **17**: 1-6, pl. 1, figs. 1-11.
1928. Catalogue of fossil Cirripedia in the Department of Geology, vol. 1, Triassic and Jurassic, 155 p., 12 pls. [Brit. Mus. (Nat. Hist.)].
1929. The phylogeny of the Cirripedes Creusia and Pyrgoma. Ann. Mag. Nat. Hist., (10) **1**: 559-566, pls. 10 & 11.
- WARD, H., 1901. On Pyrgoma cretacea a cirripede from the Upper Chalk of Norwich and Margate. Geol. Mag., (n.s.) **4**, **8**: 145-152, text-figs. 1-3, pl. 8.
- OMI, H., 1943. The larval stages of Creusia, the barnacle inhabiting reef corals. Annot. Zool. Japan, **22**: 15-22.

A NOTE ON SOME OF G. S. BRADY'S TYPES OF ANTARCTIC COPEPODA

BY

J. H. STOCK

Zoölogisch Museum, Amsterdam.

Dr. G. S. Brady certainly was one of the pioneers in the field of marine "T. mostraca", and especially his great work in 3 volumes (1878-1880) on the B. copepods has been of outstanding importance. However, the increasing degree of refinement in taxonomic work already started at the end of the 19th century and the publications of Canu, Giesbrecht and others, has made the interpretation of Brady's work nowadays a delicate task.

Many species treated in Brady's later works, particularly the copepods from the German South Polar Expedition 1901-1903 ("Gauss") described in his paper, have been considered by modern authors "nomina inquirenda".

Through the courtesy of Mr. A. M. Tynan, B. Sc., A.M.A., of the Hancock Museum, Newcastle upon Tyne, Great Britain, I have been able to re-examine 7 microscopic slides, belonging to the collections of the late Dr. G. S. Brady. These slides contained mounts of dissected Copepoda collected by the "Gauss".

As I was chiefly interested in the so-called "semi-parasitic" copepods, Mr. Tynan sent me all slides present of the Cyclopoida and the Notodelphyoida, comprising 4 species (Brady, 1910, described 28 species belonging to these groups of copepods in his report; slides of the 24 other species are not, as Mr. Tynan informed me, present in the Hancock Museum). The mounting medium used by Dr. Brady was no doubt glycerine-gelatine. Usually, every slide contained a mess of badly dissected appendages. Doubtless, the mountings never were excellent, but during the 50 years storage, they had suffered still more and the slides, when I saw them, contained more air bubbles than appendages. In order to make an effective study possible, and to preserve these valuable type specimens in a more permanent form, I spent much time in soaking the dried mounts and re-mounting the appendages one by one on separate slides in a suitable mounting medium, for which Reyne's modification of Faure's fluid was chosen. The results were better than could reasonably be expected, although the finest microscopic details, such as ciliation, may have suffered from the treatment.

In the present paper, all that could be made out with certainty on the types examined is published. The figures give enough details for a lengthy description to be unnecessary. I am the first to realize that many questions remain

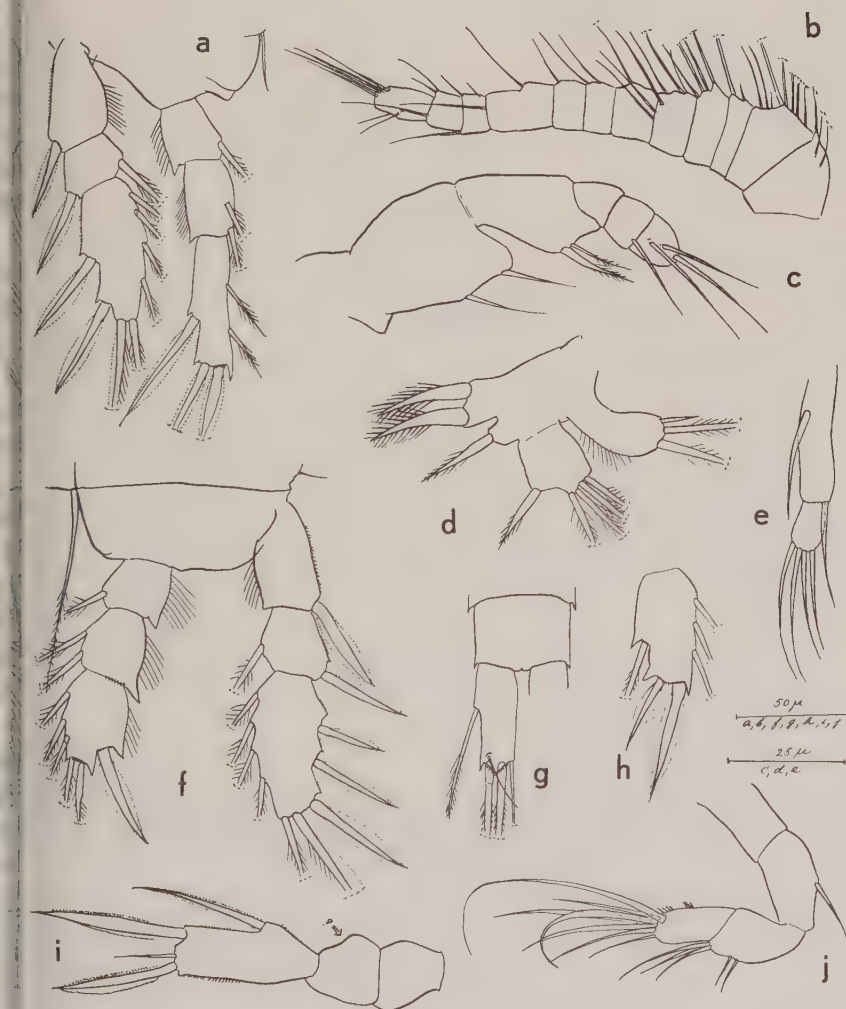
It is hoped that a better understanding of some of Brady's taxa will become possible with the aid of these notes.

I wish to acknowledge my sincere thanks to Mr. Tynan, for his kind assistance in making available the types desired. Also, I am most grateful to the Direction of the Hancock Museum for entrusting to me these valuable type-specimens.

***Cyclopinella glacialis* (Brady). Fig. 1.**

C. glacialis Brady, 1910, p. 565, text-fig. LII.

Material examined: 1 dissected female, taken in 385 m at the Gauss Winter Station.



Cyclopinella glacialis (Brady), holotype. a, Fourth leg; b, anterior antenna; c, maxilliped; d, anterior maxilla; e, mandible palp; f, second leg; g, anal segment and caudal ramus; h, third leg; i, fifth leg; j, posterior antenna.

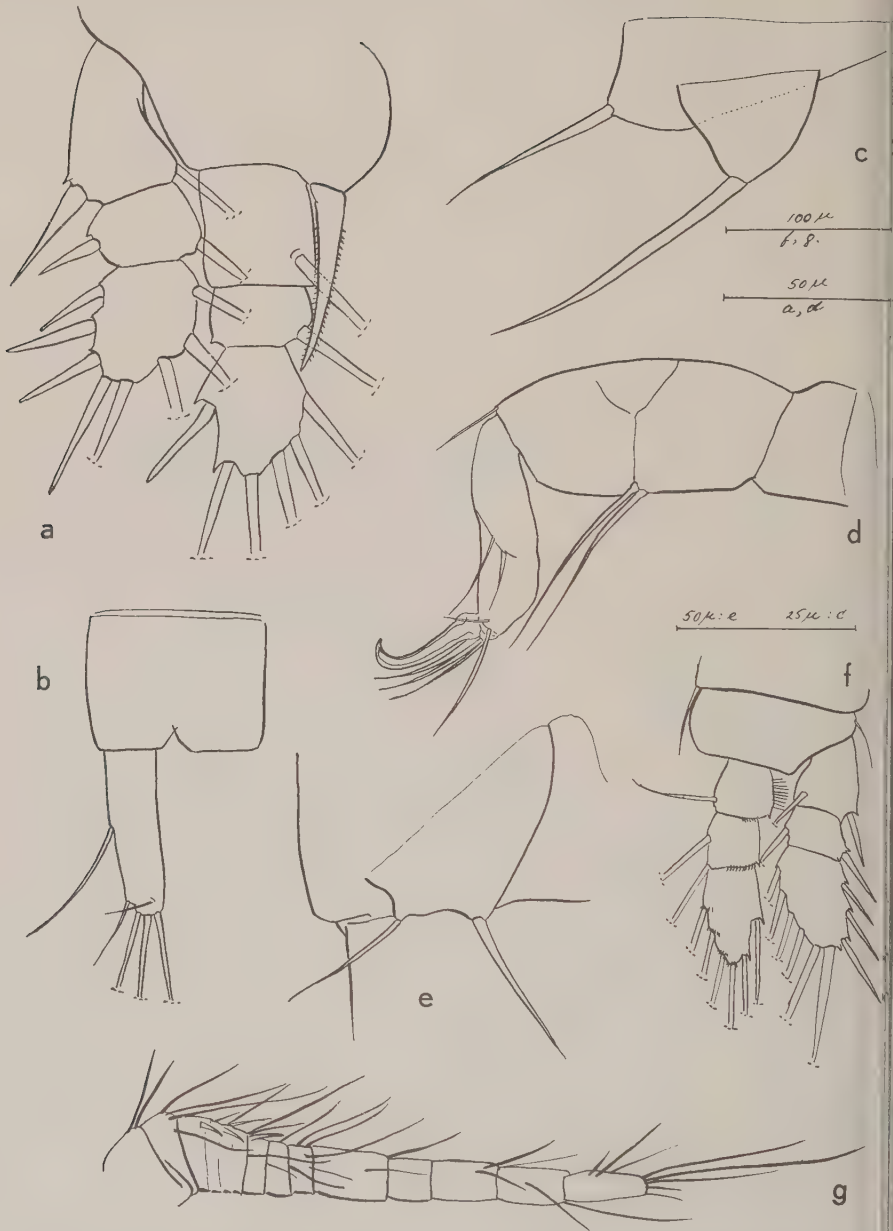


Fig. 2. *Notodelphys antarctica* Brady, cotypes (male and female). a, First leg (sex?); b, armament and caudal rami (female); c, fifth leg (male); d, posterior antenna (sex?); e, genital (male); f, third leg (sex?); g, anterior antenna (sex probably female).

marks: This marine form has nothing to do with the fresh water genus *Cyclops* and does not even belong to the family Cyclopidae. The mouth-parts, more particularly the mandible-palp and the armature of the anterior maxilla, clearly show that the present form belongs to *Cyclopinella* Sars, the genus. It can be separated at once from the type of the genus, *C. tumidula*, by the relative measurements of the anal segment and the caudal rami. *C. tumidula* bears a lateral seta on the 2nd segment of the 5th leg, which could not be found in *C. glacialis*, but which may have been broken off (indicated in fig. 11 by a question mark).

Notodelphys antarctica Brady. Fig. 2.

Notodelphys antarctica Brady, 1910, p. 568, text-fig. LV.

Material: Two slides, containing dissections of a male and of a (probably immature) female. The following appendages were found: A 1 (sex?), A 2 (sex?), P 1 (sex?), P 2 (sex?), P 3 (male, female), P 5 (male), genital lobe (male), anal segment (male, female) and some unrecognizable leg fragments. Dredged in 385 m at the Gauss Winter Quarters.

Remarks: It is clear that: a) the appendages on these slides closely resemble those of the genus *Notodelphys* (absolute certainty as to the taxonomic position can be obtained without knowledge of the mouth-parts); b) the 2nd antenna agrees with *Notodelphys* in being uniramous, and that the biramous condition mentioned and illustrated by Brady is an obvious *lapsus*.

Therefore, I feel justified in attributing the species to *Notodelphys*. Within the genus, it belongs to the *monoseta*-group, as the ornamentation of the distal segment of P 5 and the number of segments of A 1 show. *N. antarctica* differs from the known species of that group in the presence, on the internal side of the pod of P 1, of a very large spine, which is much larger than in any other species.

Bradypontius serrulatus Brady. Fig. 3.

Bradypontius serrulatus Brady, 1910, p. 579, pl. 59 figs. 1-7; Nicholls, 1944, p. 33 (in key only).

Material examined: Dissection of 1 female, taken in 380 m at the Gauss Winter Quarters.

Remarks: Brady correctly stressed the remarkable nature of the 4th leg in his description. The endopod is on one side bimerous, but on the other side the distal segment shows a faint segmentation line (which is, however, certainly no functional articulation). In all other species of the genus, the 4th endopod, though reduced in size, is clearly trimerous.

In the bimerous condition of the 4th endopod, *B. serrulatus* approaches the genus *Arctopontius* Sars. I hesitate to attribute Brady's species to that genus, since *B. serrulatus* is clearly of the *Bradypontius* and not of the *Arctopontius* type. The form, which shows minor differences in the two genera, is not well-preserved in

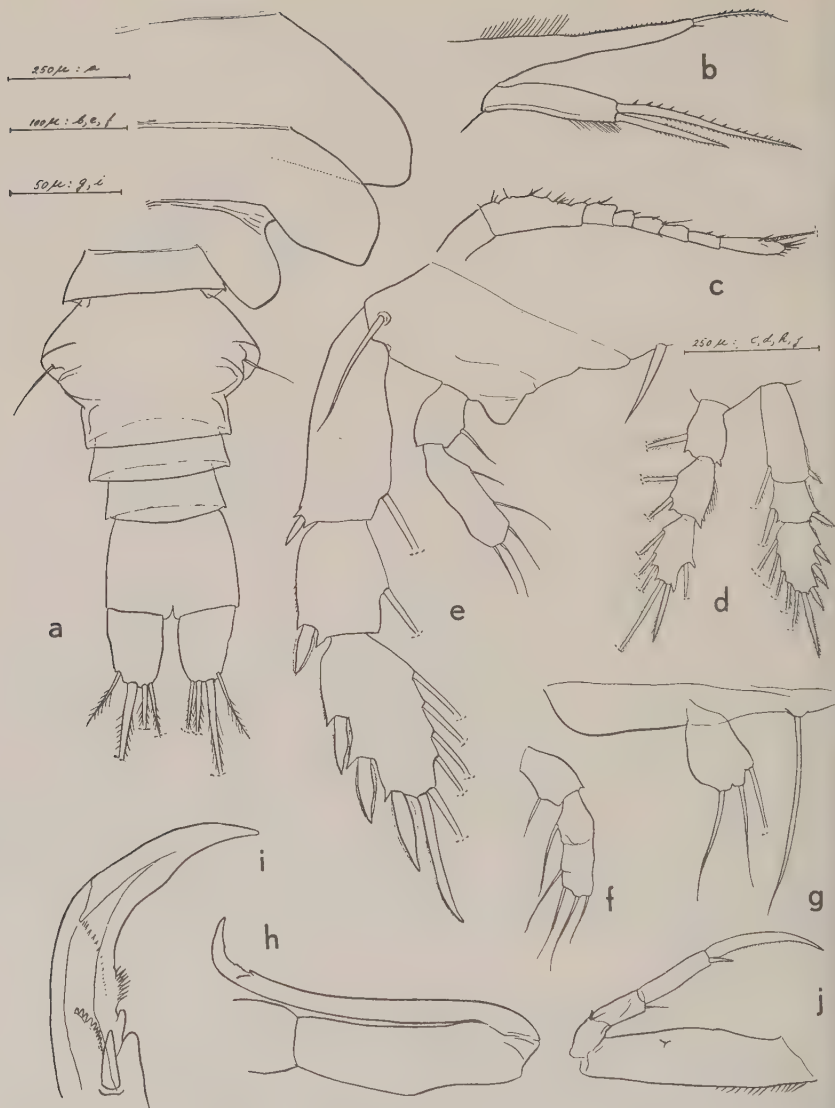


Fig. 3. *Bradypontius serrulatus* Brady, female, holotype. a, Second, third and fourth epimeral urosome; b, anterior maxilla; c, anterior antenna; d, third leg; e, fourth leg; f, endopod of fifth leg, from the other side of the body; g, fifth leg; h, posterior maxilla; i, claw of posterior maxilla; j, maxilliped.

the type-specimen of *serrulatus*. At any rate, *B. serrulatus* links the two genera and provides a basis for the supposition that they are inseparable.

Lichomolgus fuliginosus Brady. Fig. 4.

Lichomolgus fuliginosus Brady, 1910, p. 573, text-fig. LIX.

Material examined: 1 slide, containing the dissected A 1, A 2, P 1 and P 2, sex uncertain. Gauss Winter Quarters, 385 m.

Remarks: The few appendages present do not enable me to settle the taxonomic position of this species. Brady labeled the slide first "*Pseudanthessius brevipes*", he crossed out these words and wrote "*Lichomolgus fuliginosus* n. sp." between the lines. I am not altogether sure that the species really belongs to *Lichomolgus*, though the appendages that were found do not contradict such a taxonomic

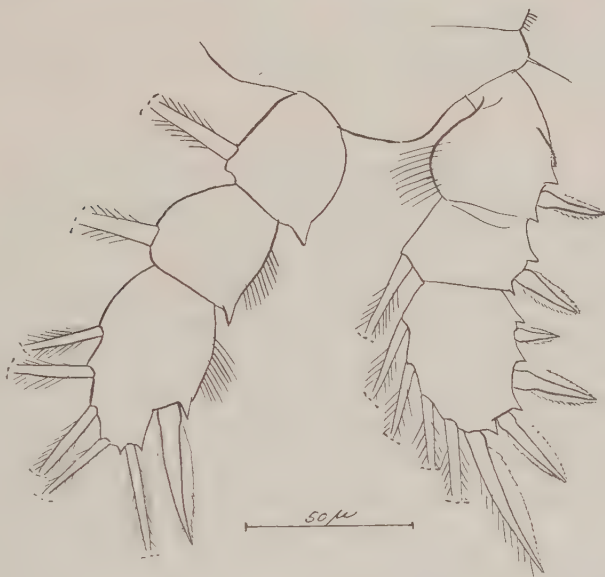


Fig. 4. *Lichomolgus fuliginosus* Brady, holotype. First leg.

Brady's illustrations of the 4th endopod, of P 5 and of the mx 2 are, if they are correct, not typical for *Lichomolgus*.

The only appendage needing re-illustration is P 1. My figure shows that the ornamentation of the 2nd segment of the endo- and of the exopod consists, in other species of the genus, of only 1 seta and not of 2 setae as Brady's figure suggests.

RÉSUMÉ

Recherches sur les holotypes de 4 espèces de Copépodes peu connues, recueillies par le "Gauss" en région Antarctique, et décrites par G. S. Brady, 1910. Les espèces réillustrées sont: *Cyclops* sp. Brady (qui appartient d'ailleurs à *Cyclopinella* et non à *Cyclops*), *Notodelphys antarctica* et *Bradyopontius serrulatus* Brady et *Lichomolgus fuliginosus* Brady.

REFERENCES

- Brady, G. S., 1910. Die marinen Copepoden der Deutschen Südpolar-Expedition 1901-1903, I. Über die Copepoden der Stämme Harpacticoida, Cyclopoida, Notodelphyoida und Caligoida. Deutsch. Südpolar-Exp., **11** (Zool., 3): 497-593, text-figs. I-LXIX, Pls. LII-LXIII.
- Brady, G. S., 1944. Littoral Copepoda from South Australia, II. Calanoida, Cyclopoida, Notodelphyoida, Monstrilloida and Caligoida. Rec. S. Austr. Mus. Adelaide, **8** (1): 1-62, figs. 1-28.

Received for publication: May 2, 1960.

NOTES AND NEWS

A USEFUL METHOD FOR COLLECTING CRUSTACEA

BY

RAYMOND B. MANNING ¹

The Marine Laboratory, University of Miami, Miami 49, Florida

The problem of obtaining material in many crustacean groups is well known to all carcinologists. Many species are secretive in habit or well-disguised by protective coloration. Burrowing forms are particularly difficult to collect.

Although rotenone and most rotenone-base commercial fish poisons have no effect on crustaceans, one preparation, "Pro-noxfish", can be used to collect crustaceans and some other invertebrates as well as fishes. It is particularly useful when complete collections are needed from restricted areas, and is apparently most effective in warmer waters. "Pro-noxfish" is the trade name for a liquid solution of 2.5 % rotenone, 2.5 % sulfoxide, 5.0 % other cube extractions, and 90 % inert ingredient. It can be obtained from S. B. Penick & Company, New York.

It was of great interest to learn that this compound affected several invertebrate groups, including nereid and amphinomid annelids, gastropods, chironomids, ophiuroids, echinoids, and several crustacean groups.

Many species of caridean shrimps, overlooked when hand or net collections are made, are incapacitated by the poison and are easily collected. Among crustaceans affected by "Pro-noxfish" are caridean and penaeid shrimps, brachyuran, hippid, and pagurid crabs, and stomatopods. With the exception of pagurid crabs, which immediately evacuate the poisoned area and apparently recover, these groups appear to be killed by the poison.

Some judgment must be exercised when using such preparations in the field. A strong tide can quickly shift the poison and destroy an entire habitat. Small ethylene squeeze bottles can be used to dispense the poison in small amounts, and in this manner restricted areas on the bottom can be poisoned without affecting the upper portion of the water mass. Cryptic forms can be forced out of their hiding places in rock or coral crevices with small amounts of poison applied with a squeeze bottle. The poison is also effective in tidepools, where lack of water circulation allows the material to remain concentrated.

I am indebted to C. Richard Robins and his co-workers at The Marine Laboratory,

¹ Contribution No. 272 from The Marine Laboratory, University of Miami, Miami 49, Florida

University of Miami, for pointing out the usefulness of this compound in collection of Crustacea, and for their efforts to collect invertebrates at their collection stations.

Received for publication: May 20, 1960.

THE STATUS OF THE NAME *CANCER JUMPIBUS* SWIRE, 1938

BY

L. B. HOLTHUIS

Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden

In 1938 the Golden Cockerel Press, London, published a beautifully executed volume book by the late Herbert Swire, entitled "The Voyage of the Challenger. A personal narrative of the historic circumnavigation of the globe in the years 1876" (1 : 1-192; 2 : 1-169; both volumes with unnumbered textfigures and red plates). Swire, who was one of the naval officers of the expedition, in his interesting narrative proves to be a keen and intelligent observer, who upon occasions could not resist poking some good-natured fun at what he considered the often amusing behaviour of the Challenger scientists, who he usually called as "the philosophers" or "the savants", whereby this narrative of the expedition becomes all the more refreshing to read.

The late Austin H. Clark of the Smithsonian Institution, who first brought Swire's book to my attention, pointed out that one of Swire's little jokes presented a nomenclatural problem, be it fortunately one of extremely minor importance. On p. 30 of volume 1, in his description of St. Thomas (West Indies), Swire gave the following account of a species of crab: "Quaint-looking crabs, too, would creep over the rocks when they saw me coming, and getting behind jutting points they would turn their stalk-like eyes round the corner and took stock of the approaching party in a most comical manner, and upon being gently reminded of their bad behaviour by a well directed stone scurried off into the water in hot haste". To the sentence the following footnote is appended: "One of the party saw one of the crabs take a jump like a hunter, over a chasm about a foot wide, land gracefully on the other side and disappear into its native element. *Cancer jumpibus*, new genus". There can be little doubt that the species meant here is the common Indian rock crab *Grapsus grapsus* (L.).

The question whether *Cancer jumpibus* Swire, 1938, is an available name is locally of purely academic interest: if the name is available it falls as a junior synonym of *Cancer grapsus* Linnaeus, 1758, while the possibility that anyone would feel the inclination to propose another *Cancer jumpibus*, which then would be preoccupied, seems extremely remote. Two reasons might be brought forward declaring Swire's name unavailable. The first of these is that it could be considered a nomen nudum. However, I believe it impossible to regard the name

as a *nomen nudum* because Swire, though his account is very meagre and gives hardly any morphological details of the species, mentioned a character (the ability to jump) which he evidently considered to be a distinguishing feature. The second reason for considering *Cancer jumpibus* unavailable might be sought in the assumption that Swire did not intend the name to be used in zoological nomenclature inasmuch as the general tone of his narrative might indicate that the introduction of this name, ridiculous in itself, was meant only derisively. However, such intention is nowhere clearly stated by Swire, and as the International Rules of Zoological Nomenclature state that an author who publishes a name is presumed to have done so for use in zoological nomenclature except where he makes it clear at the time of that publication, that such was not his object, the name cannot be ruled unavailable on this ground. Consequently, *Cancer jumpibus* Swire, 1959, must be considered an available name, which, however, may conveniently be built up as a subjective junior synonym of *Cancer grapsus* Linnaeus, 1758.

It cannot be emphasized too strongly that it is highly objectionable to introduce Latin names for zoological taxa, for whatever reason, when such names are called for from a nomenclatural standpoint.

Received for publication: February 20, 1960.

THE GENERIC NAME *CARCINOCYSTUS*

BY

H. BOSCHMA

If the vague notes on the genus *Carcinocystus* should prove to be correct, a remarkable fact will present itself that on a crab-like host of marine habitat in Mauritius there occurs a Rhizocephalan parasite hatching its larvae in the cyprid stage.

The available facts (brought to my attention by Dr. L. B. Holthuis) are the following. In a note by Bate (1876) mention is made of a collection of Crustacean larvae brought together by Mr. Power and made ready for shipment from "Port Louis". Bate (1888, p. 538) refers to specimens obtained by Mr. Power in Mauritius, proving that "Port Louis" was meant in the earlier publication. Bate's paper of 1876 contains a letter from Mr. Power with the following remark: "I found two kinds of that curious parasite crustacean which adheres like a polypus, a mere bag with a peduncle, but containing hundreds of young Crustaceans whose genus I do not know, as I cannot find any account of them in Van der Hoeven's 'Zoology' ". In a footnote Bate characterizes this parasite as a "genus allied to *Sacculina*, which hatch larvae in the cirriped pupa stage". In the list of genera of which the larvae have been examined, at the end of his paper Bate (1876, p. 378) mentions the name *Carcinocystus*, n. g., to all appearances meant for the parasites commented upon by Mr. Power. The name is nothing

a nomen nudum, and is recorded as such by Neave (1939, p. 581: *Carcinops* Bate 1876, Proc. roy. Soc. London, 24, 379 [*n. n.*]. — Crust.). The hatching of larvae in the cypris stage is known to occur in some genera of Rhizocephala, which live either in the arctic region or in fresh water. As early as 1855, Krøyer noted that the larvae of *Sylon* and *Clistosaccus*, two genera from the arctic region, develop in the mantle cavity to the cypris stage. Feuerborn (1931) showed that the larvae of the fresh water Rhizocephalan *Sesarmaxenos* hatch in the cypris stage, and Boschma (1933) observed the same phenomenon in the fresh water genus *Ptychascius*. As far as is known at present in Rhizocephalan parasites of marine crabs from temperate and tropical regions the larvae invariably leave the mantle cavity in the nauplius stage. Mr. Power, in his letter referred to above, definitely states that he did not collect larvae from fresh water. Therefore, the data presented by Bate (1876) are correct, there seems to occur on Mauritius a Rhizocephalan living on a marine crab and having protection of the brood to the cypris stage.

REFERENCES

- BATE, C. S., 1876. On the Development of the Crustacean Embryo, and the Variations of Form Exhibited in the Larvae of 38 Genera of Podophthalmia. Proc. Roy. Soc. London, **168**.
 ———, 1888. Report on the Crustacea Macrura dredged by H. M. S. Challenger during the Years 1873-1876. Rep. Sci. Res. Challenger, Zool., **24**.
 BOSCHMA, H., 1933. The Rhizocephala in the Collection of the British Museum. Journ. Linn. Soc., Zool., **38**.
 FEUERBORN, H. J., 1931. Ein Rhizocephale und zwei Polychaeten aus dem Süßwasser von Java und Sumatra. Verh. Intern. Ver. theor. u. angew. Limnologie, **5**.
 KRØYER, H., 1855. Nogle Bemaerkninger i Anledning af en lille Afhandling om en højst ufuldstændigt bekjaendt Kraebdyrgruppe. Overs. Kong. Danske Vidensk. Selsk. Forh.
 NEAVE, S. A., 1939. Nomenclator Zoologicus, **1** (A-C).

